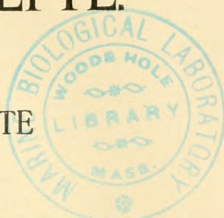
ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

33. BAND (99., 100., 101. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.



BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

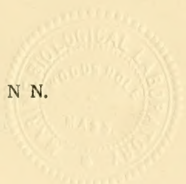
FR. MERKEL UND **R. BONNET**
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN BONN.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMSCHEN INSTITUTEN.

33. **BAND** (99., 100., 101. HEFT.)

MIT 47 TAFELN UND 48 FIGUREN IM TEXTE.



WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1907.



Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg

Inhalt.

Aus dem pathologischen Institute der Universität Freiburg i. Br.

DIE KNOCHENMARKS-RIESENZELLEN DES MENSCHEN.

VON

HERM. SCHRIDDE,
FREIBURG i. BR.

Mit 5 Figuren auf den Tafeln 1/2.

Die sechs Jahrzehnte, welche seit den Arbeiten Robins und Köllikers über Riesenzellen der Leber und des Knochenmarkes fast vergangen sind, haben uns eine für das vorliegende, kleine Gebiet erstaunlich grosse Anzahl von Untersuchungen gebracht. Dabei muss es um so verwunderlicher erscheinen, dass ungefähr nur der zwanzigste Teil dieser Veröffentlichungen sich mit den Riesenzellen des menschlichen Knochenmarkes beschäftigt. Eine Arbeit, die uns ein alleiniges, genaueres Studium dieser eigenartigen Zellart des Menschen darbietet, ist überhaupt nicht vorhanden. Es mag das daran liegen, dass frisches, tierisches Material leichter zugänglich ist, und auch vielleicht darin begründet sein, weil man leicht beim Tiere gewonnene Erfahrungen auf den Menschen überträgt und daher der Ansicht zugeneigt hat, dass diese Zellen des Menschen und der Tiere nur wenig Differenzen in ihrem Aufbau aufweisen.

Dass diese Auffassung bei den Knochenmarks-Riesenzellen in vieler Beziehung eine irrige ist, wird sich aus den folgenden Ausführungen ergeben, welche ausser einem historischen Überblicke über die Lehre von den Riesenzellen von meinen Erfahrungen am menschlichen Knochenmarke berichten sollten.

Historischer Überblick.

Allgemeines. Die Biologie und die Genese der Knochenmarks-Riesenzellen.

Die ersten Mitteilungen über Riesenzellen stammen aus dem Jahre 1849. Fast gleichzeitig werden von Robin und Kölliker Beschreibungen solcher Zellen gegeben, welche Robin mit dem Namen Myeloplaxes belegt hat. Es ist jedoch wohl als feststehend zu betrachten, dass diese Autoren verschiedene Arten von Zellen, die, wie das die nachstehenden Darlegungen auch noch zeigen werden, weder morphologisch noch genetisch etwas miteinander zu thun haben, zusammengeworfen haben.

Erst 20 Jahre später hat Bizzozero (1868) gefunden, dass bei einer Art der Riesenzellen die Kerne in der Mitte zusammengedrängt und zum Teil nur unvollständig voneinander getrennt seien. Auch Neumann (1869) unterscheidet beim Froschmarke zwei verschiedene Riesenzellen: solche mit scharf konturierten, hyalinen, bläschenförmigen Kernen mit deutlich hervortretendem Kernkörperchen und solche ohne sichtbare Kerne.

Allein das Verdienst, zum ersten Male eine Trennung der im Knochenmarke vorkommenden Riesenzellen statuiert zu haben, gebührt Hoffmann und Langerhans (1869). Sie konnten, wie sie angeben, leicht zwei Arten dieser Zellen unterscheiden, von denen die einen eine grosse Anzahl deutlich getrennter Kerne beherbergen, die anderen jedoch, an Grösse und Gestalt den ersteren gleich, an Stelle der Kerne ein schlauchförmiges Gebilde besitzen, nicht ganz unähnlich einem Malpighischen Glomerulus. Kurz darauf werden diese Angaben auch von Bizzozero (1871) bestätigt, welcher auch noch gegenüber den von Robin beschriebenen viel-

kernigen Zellen, den Myeloplaxen, bei der anderen Art mit Sprossen bildendem Centralkerne die Lage als Unterscheidungsmerkmal anführt. Während die Robinschen Elemente immer unmittelbar dem Knochen anliegen, werden die anderen einkernigen Riesenzellen immer nur in der Dicke des Knochenmarkes gefunden.

Nachdem in den nächsten Jahren (1872—1876) diese Untersuchungen durch Nachprüfungen (Ponfick, Kölliker, Moral, Hoyer und Stravinsky, Morrisson, Rustizky, Robin, Fenger, Visconti) ihre Bestätigung gefunden haben, beschäftigen sich die Arbeiten der folgenden Zeit ausser mit der Morphologie der Zellen auch mit Fragen ihrer Genese, ihrer Biologie und ihrer ganzen Bedeutung. Cacciola (1877) behauptet, dass die Riesenzellen durch Proliferation der Gefässendothelien entstehen. Foà und Salvioli (1879) bringen als die ersten diese Zellen in Verbindung mit den Blutzellen. Sie halten die Riesenzellen für die Mutterzellen der kleinen Rundzellen, aus denen dann später die kernhaltigen roten Blutkörperchen hervorgehen sollen. Demgegenüber hegt Obstrazow (1880) die Ansicht, dass die „Myeloplaxen“ eine der Formen seien, in der die gewöhnlichen Markzellen zugrunde gehen.

Eine ähnliche Auffassung finden wir auch bei Rindfleisch (1880), welcher die Riesenzellen als einen konstanten Befund in jedem roten Knochenmark bezeichnet. Er beschreibt diese Elemente in frischem Zustande als mattleuchtende Schollen mit verwaschenen und abgerundeten, unregelmässigen Konturen und hält die Entstehung dieser Zellen für eine Ablagerung überschüssigen Bildungsmateriales.

Trotz der Untersuchungen von Hoffmann und Langerhans und Bizzozero hält Flemming (1882) noch an der Identität der an den Knochenwänden und der im Marke vorkommenden Riesenzellen fest. Es schildert im roten Knochenmarke von jungen Kaninchen und Meerschweinchen grosse, runde

ellipsoide Zellen, welche in ihrem Innern einen Haufen von meist 4—10, gewöhnlich dicht gedrängt liegenden Kernen enthalten. Allerdings bemerkt Flemming dazu, dass es oft so scheine als handle es sich um einen maulbeerförmigen Kern. Aus demselben Jahre ist dann noch eine Arbeit von Malassez zu verzeichnen, in welcher für die Bildung von Blutzellen aus den Riesenzellen plädiert wird.

Während uns die bisherigen Publikationen nur einen dürftigen Einblick in das Wesen der Riesenzellen geboten haben, beginnt nunmehr durch die Veröffentlichungen Arnolds (1883), welchem wir überhaupt die Hauptkenntnisse über diese Zellen zu verdanken haben, veranlasst eine Zeit, welche uns die bemerkenswertesten Arbeiten auf diesem Gebiete beschert hat. Arnold vor allem weist darauf hin, dass es sich bei dem Kerne der in der Mitte des Markes gelegenen Zellformen nicht um ein Konglomerat selbständiger Kerne, sondern um eine komplizierte Kernfigur handele. Arnold spricht sich auch gegen den Satz aus, dass die Riesenzellen als Hämatoblasten zu betrachten seien.

Ausser Veröffentlichungen Arnolds, auf welche wir noch im nächsten Kapitel zurückkommen werden, erschienen dann die Untersuchungen Löwits (1885) und die verschiedenen wichtigen Arbeiten von Denys (1886, 1888, 1889). Löwit fasst die Riesenzellen als Gebilde auf, welche nicht mit regenerativen, sondern mit degenerativen Prozessen der Leucocyten in Beziehung stehen, wobei Verschmelzungen eine wesentliche Rolle spielen. Im Gegensatz dazu glaubt Denys, dass sich im Innern der Zelle zahlreiche Tochterzellen bilden, welche den dadurch cystenartig gestalteten Zellleib endlich vollkommen ausfüllen. Die Riesenzelle geht schliesslich zu Grunde, die Tochterzellen werden frei und leben als selbständige Individuen weiter. Gleichfalls Werner (1886) neigt der Ansicht zu, dass aus den Riesenzellen sich eine Reihe von Tochterzellen durch Zerschnürung des Kernes und durch Spaltung der Zelle entwickele.

Die letzt erwähnten Autoren stehen sämtlich auf dem Standpunkte, dass die Riesenzellen des Markes streng zu scheiden seien, von den vielkernigen Ostoklasten Köllikers. In besonders präciser Weise äussert sich für eine solche Trennung Geelmuyden (1886), welcher ausserdem nachweist, dass die Knochenmarksriesenzellen nur bei Säugetieren vorkommen, nie aber bei Tieren, deren rote Blutkörperchen das ganze Leben hindurch den Kern bewahren.

Die dann folgenden Arbeiten von Cornil (1887) und Demarbaix (1889) werden in den folgenden Kapiteln besprochen werden. Bemerkenswert ist die Arbeit von Howell (1890), welcher für die einkernigen Knochenmarksriesenzellen den Namen Megakaryocyten vorschlägt, der dann auch bis heute vor allem für diese Zellen gebraucht wird.

Der schon früher ausgesprochenen Ansicht, dass die Riesenzellen aus Leucocyten hervorgehen, neigt auch van der Stricht (1890) zu. Seiner Meinung nach nehmen die Riesenzellen die ausgestossenen Kerne der roten Blutkörperchen auf und verarbeiten sie. Er schliesst aus dem reichlichen Gehalt der Riesenzellen an Kernresten der Erythrocyten, dass das auffallende Fehlen dieser Elemente bei Tieren mit dauernd kernhaltigen roten Blutkörperchen mit der phagocytären Funktion in Zusammenhang stehe. Ferner glaubt er Beweise dafür zu haben, dass die Riesenzellen sich bei der Bildung des Reticulum des lymphoiden Gewebes in Leber, Milz, Knochenmark, Lymphknoten u. s. w. beteiligen.

Während nun Kuborn (1890) im Gegensatz dazu die Riesenzellen als Gefässbildner und identisch mit den Cellules vaso-formatives Ranviers auffasst, die auch an der Lieferung junger Blutzellen beteiligt seien, bezeichnet Flemming in zwei in den nächsten Jahren (1891, 1892) erschienenen Arbeiten die in Rede stehenden Zellen als abnorm ange-

wachsene und funktionslose Lymphoidzellen, al Bildungsanomalien, die ihre Entstehung nur den eigenartigen Stoffwechselbedingungen in den Geweben verdanken.

Bambeke und van der Stricht (1891), welche wie schon frühere Autoren, eine Trennung der Megakaryocyten und der Ostoklasten fordern, lassen die Riesenzellen aus Leucocyten entstehen, deren Kerne sich durch multipolare Mitose teilen ohne nachfolgende Teilung des Protoplasmas. Die so entstandenen jungen Kerne sind zuerst getrennt, verschmelzen dann aber miteinander, um einen grossen lappigen Kern zu bilden.

Für eine Bildung der Riesenzellen aus Endothelien plädieren Müller (1891) und M. B. Schmidt (1892), während Kostanecki (1892) sie für abnorm ausgewachsene Lymphoidzellen hält. Sie stehen nach der Ansicht dieses Autors in keiner Beziehung zur Gefässneubildung, ebenso wie sie sich in keiner Weise an der Bildung von jungen Blutkörperchen beteiligen.

Durch Aschoff (1893) — und zu gleichen Schlussfolgerungen kommt auch Lubarsch (1893) — ist festgestellt, dass die Knochenmarksriesenzellen auch ins Blut gelangen und dann als Emboli im Kapillarsystem stecken bleiben können.

Der Meinung von van der Stricht und Kostanecki, dass die Riesenzellen aus Leucocyten hervorgehen, schliesst sich in seiner bedeutungsvollen Arbeit auch Heidenhain (1894) an, der gleichfalls die Knochenmarksriesenzellen scharf von den Ostoklasten trennt. Niemals besteht jedoch seiner Ansicht nach eine Produktion von Leucocyten. Weiter leugnet Heidenhain eine phagocytäre Eigenschaft dieser Zellen. Nach ihm ist die Aufnahme und Umarbeitung eiweissartiger Körper, welche aus dem Lymph- und Blutstrom entnommen werden und wieder dahin zurückkehren, die einzige Funktion der Megakaryocyten.

Die erste Bemerkung über Beweglichkeit der Riesenzellen finden wir bei Arnold (1895). Nach seinen Angaben

führen die Zellen sehr langsame Form- und Ortsveränderungen aus.

Während alle früheren Untersucher die Riesenzellen schlechthin aus Leucocyten herleiten, spricht sich Saxer (1896) präziser aus, indem er sie aus der Stammzelle der Blutelemente, der sog. primären Wanderzelle, hervorgehen lässt. Die Wanderzellen, so führt er aus, können sich in vielkernige Riesenzellen umwandeln, und zwar einmal auf dem Wege der direkten Kernteilung oder auf dem Wege der pluripolaren Mitose. Aus den vielkernigen Riesenzellen entstehen durch Verschmelzung der einzelnen Kerne die Riesenzellen mit Lochkernen und mit grossen gelappten Kernen (Megakaryocyten). Die Riesenzellen können wahrscheinlich zu jeder Zeit durch Abschnürung wieder einkernige Zellen bilden, welche die Bedeutung von indifferenten Wanderzellen besitzen. Daher sind nach seinem Dafürhalten die Leucocyten-Riesenzellen nicht als funktionslos oder degeneriert, sondern als Ruhe oder Dauerformen zu betrachten, aus denen wahrscheinlich jederzeit wieder Leucocyten hervorgehen können.

In den nächsten Jahren spielt überhaupt die Frage nach der Beziehung der Riesenzellen zu den Blutzellen eine grosse Rolle. Whiting (1896) hält sie für Bildungsstätten der Erythroblasten, Pugliese (1897) lässt aus ihnen wieder Leucocyten entstehen, während Trambusti (1897) die Anschauung, dass die Riesenzellen weisse oder rote Blutkörperchen erzeugen, für unhaltbar hält. Nach Trambusti entfalten vielmehr die Megakaryocyten eine phagocytäre Thätigkeit unthätig gewordenen Leucocyten gegenüber, während Roger und Josué (1899) demgegenüber der Ansicht sind, dass die Leucocyten aktiv in den Zellleib eindringen.

Foà, Marchand, Enderlen (1899) lassen die Riesenzellen aus den Markzellen, Pappenheim (1899) aus „den lymphoiden, basophilen, granulationslosen Rund-

zellen" sich bilden. Fast alle diese Forscher, denen sich auch Lengemann (1901) anschliesst, betonen ferner die Unterschiede zwischen Ostoklasten und Knochenmarksriesenzellen.

Ebner (1902) giebt seine Meinung dahin, dass ein Teil der Riesenzellen aus fixen Zellen des Reticulum und nicht aus Endothelzellen sich entwickele. Sie haben mit der Bildung der roten und weissen Blutkörperchen nichts zu thun, stellen vielmehr eigenartige Elementarteile dar, die schliesslich als solche zu Grunde gehen, ohne jemals andere Zellformen zu erzeugen.

Während fast alle bisher genannten Autoren die Entstehung der Riesenzellen aus lymphocytären oder leucocytären Elementen durch Kernteilung annehmen, stellt neuerdings Weidenreich (1902) die Ansicht auf, dass diese Zellen der Verschmelzung von Leucocyten ihren Ursprung verdanken. Jackson (1904) und Banti (1904) treten in letzter Zeit wieder für die Entwickelung dieser Zellen aus den Markzellen ein. Auch Stöhr (1905) spricht sich für die nahe Beziehung der Leucocyten und Megakaryocyten aus, die er wie Flemming für vergrösserte, abgeänderte Formen, Bildungsanomalien von Leucocyten hält.

Wie wir gesehen haben, sind Beobachtungen über die Beweglichkeit der Knochenmarksriesenzellen sehr gering. Askanazy (1904) teilt jedoch mit, wohl auf Grund von eigenen Untersuchungen, dass die aktive Beweglichkeit sich direkt unter dem Mikroskope beobachten lasse. In Fällen von Leucocytose habe sehr gewöhnlich auch ein Übertritt von Megakaryocyten in die Blutbahn statt.

Kern und Kernteilung.

Im vorangehenden Kapitel sind schon einige Arbeiten kurz gestreift, welche sich mit der Struktur des Kernes beschäftigen. Nach Bizzozero (1868) und Neumann (1869), welchen schon

der Unterschied der Knochenmarksriesenzellenkerne und der dem Knochen anliegenden Zellen bekannt gewesen ist, waren es Hoffmann und Langerhans (1869), welche zuerst eine präcise Beschreibung dieser Kerne gegeben haben. Sie schildern den Kern der Megakaryocyten als ein schlauchförmiges Gebilde, welches nicht unähnlich einem Malpighischen Glomerulus sei. Denselben Vergleich gebraucht auch Morat (1873).

Erst 10 Jahre später hat dann Arnold (1883) die Lehre vom Kerne der Knochenmarksriesenzellen ausführlich bearbeitet und so festgelegt, wie sie im allgemeinen auch heute anerkannt wird. Er beschreibt den ausgebildeten Kern als eine komplizierte Figur, deren einzelne Abschnitte im organischen Zusammenhange stehen, Teile eines Ganzen darstellen. Arnold unterscheidet gelappte, verästigte, netzartige, ringförmige, korbartige Kerne, welche er sämtlich auf die kugelige Kernform zurückführt. In dieser Arbeit begründet Arnold auch seine Lehre von der indirekten Fragmentierung und indirekten Segmentierung, welche so vielfach Angriffe, von anderer Seite jedoch auch Zustimmung erfahren hat.

Eine vorzügliche Beschreibung der Hohlkugel- oder Korbkerne der Megakaryocyten gibt bald darauf auch Denys (1886). Denys schildert auch eingehend die in der Wand befindlichen Öffnungen dieses Hohlkugelkernes, welche er als „Mailles du noyau“ bezeichnet. Nach ihm teilen sich die Riesenzellenkerne sowohl durch direkte Fragmentierung, wie durch Mitose.

In demselben Jahre bringt dann Werner (1886) die erste Schilderung der Amitose bei diesen in Rede stehenden Kernen. Er glaubt, dass durch Zerschnürung der Kerne eine vielkernige Zelle entstehe, aus welcher dann durch Spaltung eine Reihe von Tochterzellen hervorgehe.

Die von Arnold beschriebene, indirekte Fragmen-

tierung findet, worauf ich kurz schon hingewiesen, bald darauf entschiedene Gegner in Cornil (1887), Denys (1889) und Demarbaix (1889), welch letzterer sie sogar als kadaveröse Erscheinung auffasst. Nach Demarbaix zeigen Riesenzellen ausschliesslich indirekte und zwar multipolare, mitotische Karyokinese, während eine direkte Kernteilung, wie sie von Werner behauptet wird, unerwiesen ist. Der gleichen Ansicht neigt auch Tornier (1890) zu.

Diesen Gegnern gegenüber treten deutsche Autoren rückhaltslos für die Arnold sche indirekte Fragmentierung ein, so Ströbe (1890) und Hess (1890). Hess sucht nachzuweisen, dass die indirekte Fragmentierung keine Leichenerscheinung sein könne. Nach seinen Untersuchungen findet die Vermehrung der Knochenmarksriesenzellen vorzugsweise nach dem Typus der indirekten Fragmentierung statt. Eine kleine Anzahl teilt sich auch auf dem Wege der indirekten Segmentierung.

In der ausführlichen Arbeit von Heidenhain (1894), welche ausser der Beschreibung von zahlreichen in diesen Zellen vorkommenden Centralkörpern auch eine genaue Analyse des Protoplasmas der Riesenzellen des Kaninchens giebt, wird die Grundform aller Riesenzellenkerne als eine dickwandige Hohlkugel, welche fenster- oder kanalartige Durchbrechungen der Wand zeigt, geschildert. Neben einer mitotischen Kernteilung nimmt Heidenhain auch eine direkte Teilung der Megakaryocyten an. Bei den Centralkörpern werden zwei Gruppen unterschieden: Die Hauptgruppe, die in dem das Innere des Kernes ausfüllenden Protoplasma, im Endoplasma, ihre Lage hat, und die Nebengruppe, welche sich immer in der den Kern umgebenden Plasmazone, in der Innenschicht des Exoplasmas, findet.

Alle die eben angeführten Arbeiten beschäftigen sich, soweit es den feineren Bau des Kernes und die Kernteilung be-

trifft, ausschliesslich mit tierischem Materiale. Die einzige Veröffentlichung, welche dieses Thema beim Menschen streift, und überhaupt die letzte auf diesem Gebiete ist, ist die Arbeit Arnolds „Zur Morphologie und Biologie der Zellen des Knochenmarks“ (1895). Auch hier finden wir leider nur recht kurze Angaben. Arnold bemerkt über seine Befunde im menschlichen Knochenmark, dass er hier neben solchen Riesenzellen mit polymorphen Kernen, welche in ihrem Verhalten weitgehende Übereinstimmung mit denjenigen im Kaninchenmark bezüglich Architektur und Struktur darbieten, viel häufiger wie beim Kaninchen mehrere Kerne in einer Zelle gefunden habe, welche nur durch ganz feine Fäden verbunden oder vollständig voneinander getrennt seien.

Protoplasma.

Angaben über den Bau und die feinere Struktur des Protoplasmas fehlen in den beiden ersten Jahrzehnten nach Entdeckung der Riesenzellen vollständig. Es hat das wohl seinen Grund darin, dass die älteren Befunde am frischen Präparate erhoben sind, und dass bei den dann folgenden Untersuchungen die Technik noch zu ungenügend war, um feinere Strukturverhältnisse aufzudecken.

Auch hier ist es wieder Arnold (1883, 1884) gewesen, welcher als der erste genauere Angaben über den Bau des Protoplasmas gemacht hat. Das Protoplasma weist nach seinen Angaben im frischen Zustande deutliche aber feine Körnelung auf. Es ist mässig glänzend und wird von feinen Fäden durchzogen. Sowohl die feinkörnige Substanz im Inneren der Kerne wie auch das den Kern umgebende Protoplasma zeigen in ihrer Zusammensetzung eine vollkommene Übereinstimmung.

Denys (1886, 1888) spricht dagegen von einem durchsichtigen uud hyalinen Plasma, welches er in Endoplasma und Exoplasma streng scheidet. Leider sind die Abbildungen,

welche Demarbaix (1889) giebt, derart schematisch gehalten, dass sichere Schlüsse aus ihnen nicht gewonnen werden können. Jedoch scheint mir hervorgehoben werden zu müssen, dass die Bilder von Knochenmarksriesenzellen von Hund und Ratte eine auffallende, concentrische Schichtung des Protoplasmas aufweisen.

Kostanecki (1892) teilt aus seinen Untersuchungen am Knochenmarke des Kaninchens mit, dass man bei Färbung mit Säurefuchsin, ebenso wie bei Eosinfärbung meist um den Kern herum eine schmale, hellere, aus äusserst feinen Granulationen bestehende Schicht gegenüber einer dunkleren peripheren Zone unterscheiden könne.

Die bedeutungsvollste Arbeit auf dem vorliegenden Gebiet stellt die schon wiederholt erwähnte Veröffentlichung von Heidenhain (1894) dar. Er beschreibt die Knochenmarksriesenzellen des Kaninchens als von runder oder ellipsoidischer, kugeliger oder zitronenförmiger Gestalt. Sehr charakteristisch sind die überaus häufigen, teils flacheren, teils hügelartig vorspringenden Auswölbungen der Oberfläche, welche im extremen Falle in eine veritable Blasenform übergehen können. Am Protoplasma unterscheidet Heidenhain wie Denys ein innerhalb des Kernes befindliches Endoplasma und ein ihn umgebendes Exoplasma, die jedoch immer in continuierlichem Zusammenhang durch die kanalartigen Durchbrechungen der Kernwand stehen. Das Exoplasma wird in drei Zonen geteilt, eine Innen-, eine Mittel- und eine Aussenschicht. Die letztere wird auch als Randsaum bezeichnet. Von den drei typischen Zonen ist die Innenschicht, welche auch schon Denys, van der Stricht und von Kostanecki beobachtet haben, am konstantesten. Die Mittelschicht kann vollkommen fehlen. Die dritte Schicht, der Randsaum, welchen Heidenhain als erster genau beschrieben, ist gleichfalls inkonstant. An der Zellenoberfläche wird diese Zone

von einer starken Zellenmembran bedeckt, welche nach Ansicht Heidenhains als eine Grenzmembran erster Ordnung zu bezeichnen ist. Ausser diesen Riesenzellen mit concentrischer Gliederung kommen jedoch auch überall sehr reichlich im Knochenmarke Zellen ohne diese Eigenschaften vor.

Aus dem nächsten Jahre sind Befunde von Ceconi (1895) und Arnold (1895) zu registrieren, welche diese Autoren mit Hilfe der Altmannschen Methode gewonnen haben. Die Abbildungen Ceconis zeigen in den Riesenzellen meistens reihenartig angeordnete, unregelmässige Felder umschliessende, rote Körnchen. In einigen Zellen ist mehr eine diffuse, die ganze Zelle mehr oder minder gleichmässig einnehmende Gruppierung dieser Altmannschen Granula zu erkennen. Arnold findet bei dieser Methode ausnahmsweise in den Megakaryocyten grössere, rote Körner, welche durch ihre Beziehung zu Fäden gekennzeichnet sind. Besonders die Arnoldsche Beobachtung ist bemerkens wert, weil sie am menschlichen Knochenmark gemacht ist, während Ceconi seine Untersuchungen an Kaninchen und Meerschweinchen angestellt hat. Arnold hat ferner (1896) bei der Kombination der Heidenhainschen Eisenhämatoxylin- und der Altmannschen Methode in den Riesenzellen rundliche, spindelförmige, verästigte und fädige Gebilde gesehen, welche er auch in Zeichnungen wiedergiebt.

Beachtenswerte Schilderungen des Protoplasmas der Riesenzellen des Kaninchens giebt weiter Marwedel (1897). Nach ihm besitzen einzelne Megakaryocyten Granula, die basophil sind. An Präparaten, welche mit saurem Hämatoxilin-Eosinglycerin tingiert waren, und an denen dann noch nachträglich eine kurze Nachfärbung mit einfachem Delafieldschen Hämatoxylin vorgenommen wurde, lässt sich nach seinen Angaben eine allerdings wenig scharf hervortretende dunkelblaue Granulierung einzelner Riesenzellenleiber konstatieren. Die Granula sind

grösser als die gewöhnlichen, grossen, eosinophilen des Kaninchens, sie sind oft etwas unregelmässig geformt und füllen meist den ganzen Protoplasmaleib aus. Einmal hat Marwedel, wie er sagt, in der Peripherie des Riesenzellenleibes rings um denselben eine schwachrot gefärbte Zone aus feinsten radiären Streifen bestehend konstatiert, die vielleicht der von Heidenhain geschilderten Aussenschicht des Exoplasmas entsprechen könne.

Als erster beschreibt dann Lengemann (1901) — ich möchte das besonders den gleich zu berichtenden Befunden von Retzius gegenüber hervorheben — sichelförmige Spalten im Protoplasma der Megakaryocyten. Lengemann injizierte Kaninchen intraperitoneal Parenchymbrei von Leber, Niere und Struma. Dabei findet er bei seinen Untersuchungen des Knochenmarkes, dass viele Riesenzellen innerhalb der ersten 24 Stunden und etwas später nach der Injektion Lücken im Protoplasma zeigen, die keinerlei Farbstoffe aufnehmen und offenbar wirkliche Vakuolen darstellen. Ein Teil davon ist spalt- oder sichelförmig und meist mit dem Längsdurchmesser parallel zur Kernoberfläche gestellt. Solcher Spalten liegen mehrere bis viele — manchmal in mehreren Schichten angeordnet — in dem Protoplasma ausserhalb des Kernes, so dass nur schmale Septen zwischen ihnen übrig bleiben, zum Teil auch in dem inneren Protoplasma. Derartige Zellen fehlen jedoch meist im normalen Marke oder sind doch weit spärlicher. Die Abbildungen, welche Marwedel von den so beschaffenen Riesenzellen giebt, stimmen bis ins Detail überein mit den unabhängig von dieser Veröffentlichung gemachten Befunden von Retzius (1901, 1902), welche dieser Autor, wie er berichtet, allerdings schon im Jahre 1900 gesehen hat. Retzius giebt von diesen Bildungen eine ausführliche Schilderung an der Hand von Knochenmarkspräparaten von Katzenjungen. Im Protoplasma dieser Riesenzellen sind eine Menge grösserer heller Räume und

Gänge vorhanden, welche von verschiedener Form und Grösse sind und in der Regel gegen die Protoplasmasubstanz eine ganz scharfe Abgrenzung zeigen. Sie winden sich in verschiedener Weise. Oft ähneln sie wurmförmigen Gebilden. Ihre Anzahl ist recht verschieden. Bald sind die Gebilde nur vereinzelt, bald an einer Partie des Zellkörpers zahlreicher, bald ungefähr gleichmässig im ganzen Zellleibe zerstreut. Ausser im Marke von Kaninchen und Katzenjungen konnte Retzius diese Gänge als erster auch in den Riesenzellen eines neugeborenen Kindes feststellen. Seiner Meinung nach ähneln sie sehr den von Holmgren in den Ganglienzellen beschriebenen Kanälchen, welche als Saftbahnen gedeutet werden. Eine Darstellung mit der Golgischen Methode ist ihm jedoch nicht gelungen. Bemerkenswert ist, dass die Gebilde nie in dem Randsaume zu finden sind. Auf Grund dieses Befundes kommt Retzius zu der Auffassung, dass die intracellulären Räume und Gänge eine Art Kanälchen bilden, in welchen sich aus dem übrigen Zellenprotoplasma eine helle Substanz ausscheiden soll, die nach der Aussenfläche der Mittelschicht zieht, um dort die Aussenschicht zu bilden.

Die eben geschilderten intracellulären Gänge sind bisher nur von Weidenreich (1902) fürs Kaninchen bestätigt. Aus der übrigen neuesten Literatur sei nur hervorgehoben, dass Mosse (1905) das Protoplasma der Riesenzellen bei Triacid- und Eosin-Methylenblaufärbung für neutrophil erklärt, während Wolownik (1905) bei der gleichen Tinktion für eine Oxyphilie plädiert.

Nach Abschluss der vorliegenden Arbeit hat Wright[1]) Befunde veröffentlicht, die er an Knochenmarksriesenzellen mit Hilfe der Romanowskischen Methode erhoben hat. Sie bilden eine Bestätigung meiner bereits 1905 veröffentlichten Unter-

[1]) Wright, J. H., The Origin and Nature of the Blood Plates. Boston Medical and Surgical Journal. June 1906.

suchungen, indem auch sie den Nachweis von Zellkörnelungen der Riesenzellen erbringen. Der Anschauung von Wright jedoch, dass die Blutplättchen aus den Megakaryocyten ihren Ursprung nehmen, kann ich wenigstens für den Menschen mich nicht anschliessen. Ich habe sofort nach der Wrightschen Veröffentlichung meine sämtlichen Präparate auf das sorgfältigste durchgeprüft, jedoch niemals Bilder gefunden, die in dem oben angedeuteten Sinne hätten gedeutet werden können. Ich habe auch in den Blutplättchen tingierte „Innenkörper" gesehen. Sie unterscheiden sich aber aufs schärfste von den Granula der Knochenmarksriesenzellen.

Nach dieser gedrängten Übersicht über die seitherigen Arbeiten über Knochenmarksriesenzellen, von denen ich keine wichtige vergessen zu haben glaube, werden die folgenden Abschnitte meine eigenen Befunde am menschlichen Materiale schildern. Das zu den Untersuchungen verwandte Knochenmark entstammt fast durchweg dem Femur-Marke, nur in einem Falle sind auch Präparate von Rippenmark angefertigt. Das Studium wurde in erster Linie an mit Formalinlösung und Formalin-Müller fixierten Gewebsstücken und ferner an in der Hitze fixierten Abklatschpräparaten vorgenommen. Bei den Untersuchungen über den Aufbau des Kernes wurde hauptsächlich die Färbung mit Hämatoxylin und mit meiner Azur II-Eosin-Acetonmethode[1]) angewandt.

Eigene Untersuchungen.

Der Kern der menschlichen Knochenmarks-Riesenzellen.

Um die Struktur der Knochenmarksriesenzellen zu studieren, habe ich mich nicht nur auf das Studium von Schnittpräparaten

[1]) Herm. Schridde, Die Darstellung der Leucocytenkörnelungen im Gewebe. Zentralbl. f. pathol. Anatomie. 1905. Bd. 19.

beschränkt, sondern vor allem auch vom frischen Marke angefertigte Abklatschpräparate zur Untersuchung herangezogen. Bei Schnittpräparaten ist es mir nämlich nicht möglich gewesen, mit aller Bestimmtheit zu sagen, ob die Kerne in ihrer ganzen Gestalt, oder ob nur ein Bruchteil des Kernes im Schnitte vorhanden sei. Wenn man auch sicher in vielen Fällen den vollständigen Kern in einem derartigen Präparate vor Augen hat, so kann man doch niemals mit Sicherheit dem Einwande begegnen, dass nicht vielleicht ein lappiger Auswuchs des Kernes oder gar ein grösserer Kernteil durch den Schnitt abgetrennt sei. Demgegenüber garantiert nun ein tadellos gelungenes Abklatschpräparat immer, dass man den Kern in seiner Gesamtheit und auch, wenn das Präparat in jeder Beziehung exakt hergestellt ist, in seiner natürlichen Form studieren kann.

Zum leichteren Verständnis und, um eine langwierige Beschreibung zu ersparen, habe ich die Hauptformen der Kerne, welche ich an in der Hitze fixierten Abklatschpräparaten habe konstatieren können, auf Tafel 1 wiedergegeben. Auf die feinere Kernstruktur habe ich dabei keine Rücksicht genommen, zumal die Anordnung des Chromatins bei einem so wechselnd und compliciert gestalteten Kerngebilde natürlich in einem jeden Falle Verschiedenheiten zeigt, und weil mir bei dem Kerne der Riesenzellen eine genauere Analyse auch nebensächlich erschien. Soweit die Chromatinstruktur für Fragen der Genese herangezogen werden muss, ist sie bei der Beschreibung der einzelnen, dieser Arbeit zu Grunde liegenden Fälle selbstverständlich berücksichtigt worden. Es werden für diesen Zweck, wie wir sehen werden, nur allgemeine oder sagen wir gröbere Äusserlichkeiten des Kernes ausschlaggebend sein. Denn aus der feineren Struktur der Kerne, aus dem Verhalten der Kernmembran, der Gruppierung der Chromatinfäden und der Anordnung, Grösse und färberischen Reaktion der Nucleolen, genetische Schlüsse ziehen zu können, habe ich bei meinen Untersuchungen bald aufgeben müssen.

Es ist das wohl vollkommen unmöglich, wie mir scheint, da, wie schon gesagt, alle diese Einzelheiten im Kernaufbau bei jeder Riesenzelle so wechselnd und compliciert sind, dass man ein einheitliches Bild niemals wird aufstellen können.

Ich möchte die Kerne der Knochenmarksriesenzellen in drei Gruppen einteilen, wie ich das auch auf der Tafel 1 zum Ausdruck gebracht habe. In der ersten Gruppe finden wir die einfachsten und zugleich plumpsten Formen. Der Kern erscheint hier bald keulenförmig, bald besitzt er eine plumpe Nieren- oder Bohnengestalt, nicht so selten sehen wir auch biskuitförmige oder hantelartige Formen. Die zweite Gruppe weist schon etwas complicierte Kerne auf. Es handelt sich hier um Kerne, bei denen verschiedenartig gestaltete, ovale oder rundliche, grössere Kernabschnitte durch feinere oder breitere Kernbrücken in Verbindung stehen. Die letzte Gruppe zeigt den compliciertesten Aufbau der Kerne. Es finden sich hier die abenteuerlichsten Formen. Hin und wieder erscheint der Kern in der Gestalt mehrerer zusammenliegender Kleeblätter, oft handelt es sich um unregelmässige ring- oder kranzartige Gebilde. Dann wieder sehen wir dicht zusammengeballte, unregelmässig gebuckelte Kernabschnitte an zwei und drei Stellen, welche durch mehrfache, feine Fäden in Verbindung stehen. Nicht so selten sitzen diesen schmalen Verbindungsbrücken auch kleine knopfförmige oder grössere zwiebelartig gestaltete Kernteile an. Im grossen ganzen aber haben wir immer nur die verschiedenartigst gestalteten Varietäten eines mehr oder minder rundlichen Kranzkernes vor uns. Niemals habe ich Kerne angetroffen, die wie beim Kanichen korb- oder gar hohlkugelförmig waren. Auch in den Schnittpräparaten konnte ich in keinem Falle ähnliche oder gleichgestaltete Kerngebilde feststellen, die auch nur eine entfernte Ähnlichkeit mit einer dickwandigen Hohlkugel mit kanalartigen Unterbrechungen der Wand, wie sie Heidenhain beim Kaninchen schildert, gehabt hätten.

Frei im Protoplasma liegende Kernabschnitte oder Bilder, welche auf indirekte Fragmentierung hindeuten könnten, habe ich niemals gesehen. Jedenfalls konnte ich bei Befunden, welche so auszulegen gewesen wären, nicht ausschliessen, dass es sich um durch den Schnitt oder die Konservierung bedingte Kunstprodukte handele.

Demgegenüber habe ich in einigen, allerdings nur sehr seltenen Fällen, indirekte Kernteilung beobachtet. Bemerkenswert ist, dass in diesen Fällen immer Monaster vorlagen.

Das Protoplasma der menschlichen Knochenmarksriesenzellen.

Zu Beginn dieses Abschnittes werde ich zuerst eine zusammenfassende Schilderung der Gestalt und der feineren Protoplasmastruktur der Knochenmarksriesenzellen, über welche ich schon kurz an anderer Stelle[1]) berichtet habe, geben. Besondere Eigentümlichkeiten der Plasmabestandteile und Befunde, welche für genetische und biologische Fragen in Betracht kommen, sind bei den Untersuchungsergebnissen der dieser Veröffentlichung zugrunde liegenden 12 Fälle vermerkt und werden am Ende meiner Ausführungen eine nähere Besprechung erfahren.

Die Präparate habe ich aus dem Femurknochenmarke von Individuen aus allen Lebensaltern gewonnen. Die Fixierung erfolgte durch Formalinlösung oder in den meisten Fällen durch Formalin-Müller. Gefärbt ist in erster Linie mit der von mir angegebenen Azur II-Eosin-Aceton-Methode, ferner nach Altmann-Schridde, mit Methylgrün-Pyronin (Pappenheim), und mit polychromem und wässerigem Methylenblau. Die mit Hämatoxylin-Eosin tingierten Kontrollpräparate werde ich ver-

[1]) Herm. Schridde, Untersuchungen über die Morphologie der Knochenmarks-Riesenzellen. Sitzungsber. d. Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. Dezember 1905.

nachlässigen, da sie für die hier zu erledigenden Punkte von nebensächlicher Bedeutung sind und auch wirklich keine neuen Gesichtspunkte für unsere Fragen ergeben haben.

Die Gestalt der Riesenzellen ist bei den Abklatschpräparaten — und das wird wohl ihre natürliche Form sein — in der Norm kugelig, wenn die Begrenzung der Zelle im Präparate natürlich auch niemals eine mathematisch kreisförmige genannt werden kann. Der Contur zeigt immerhin kleinere oder gröbere Unregelmässigkeiten, stumpfe Ecken oder geringere oder grössere Einbuchtungen und flache Auswüchse. Demgegenüber erscheinen die Zellen im fixierten Gewebsschnitte von aller nur möglichen Form. Es ist das ja auch erklärlich, da die Gestaltung der Zelle durch die Lage im Gewebe, durch die Anlagerung von Zellen, sowohl eigentlichen Knochenmarkszellen wie besonders auch Fettzellen, bedingt wird. Deshalb sehen wir bald ovale, bald citronenförmige, hier polyedrische, dort dreieckige, an anderen Stellen plumpe, rundliche oder auch langgestreckte Zellformen.

Die Struktur des Protoplasmas soll an der Hand von Präparaten geschildert werden, welche mit Azur II-Eosin tingiert sind, weil hier die hauptsächlichsten Eigentümlichkeiten in der anschaulichsten und präcisesten Weise zu Tage treten. Bei dieser Färbung zeigen sich nämlich im Protoplasma der Riesenzellen zahllose typische Granula, über deren Entdeckung ich bereits im Dezember 1905 an anderem Orte Mitteilung gemacht habe, und welche ich bisher an jedem von mir untersuchten, menschlichen Knochenmarke habe bestätigen können.

Ein Teil der Knochenmarksriesenzellen weist über den ganzen Zellleib hin gleichmässig verbreitete, sehr dicht gestellte Zellkörnchen auf, welche einen leicht schmutzigroten Farbenton darbieten und in ihrer Grösse, soweit sich das bei der Kleinheit der Gebilde beurteilen lässt, ungefähr den neutrophilen Granulationen der Leucocyten gleichen. Die Körnchen

sind sehr distinkt und bei gut gelungenen Präparaten sehr scharf hervortretend. Sie finden sich nicht nur im Protoplasma, welches den Kern umgiebt, sondern in gleicher Weise und Anordnung auch im sog. Endoplasma. Niemals lassen sie in der Umgebung des Kernes eine auch noch so schmale, granulalose Zone frei (Taf. 2, Fig. 1, 2, 4).

Während, wie gesagt, bei einer Anzahl der Zellen der ganze Zellleib erfüllt ist mit diesen Granulationen, findet sich doch ein immerhin grosser Prozentsatz von Riesenzellen, welche an ihrer Peripherie einen mehr oder minder breiten, vollkommen granulafreien Saum aufweisen. Dieser körnchenlose Aussensaum oder Randsaum, wie ich ihn im Anschluss an die von Heidenhain erhobenen Befunde nennen möchte, stellt bei der angewandten Färbung eine hyaline Protoplasmamasse ohne jede feinere Struktur dar. Er ist hier in einem ganz zart blassgraublauen Tone tingiert. Seine Begrenzung gegenüber dem granulahaltigen perinucleären Protoplasma ist immer eine scharflinige. Vielfach ist der Randsaum unregelmässig in seiner Breite gestaltet, hin und wieder weist er buckelförmige oder sogar lappige Auswüchse auf (Taf. 2, Fig. 1—5).

Des öfteren sieht man ferner Zellen, in welchen die Granula zu einfachen, kurzen Reihen sich gruppieren, welche der Zelloberfläche gleichlaufend gestellt sind. Das tritt sowohl in fixierten Gewebsschnitten wie auch an den Abklatschpräparaten zu Tage. In anderen Riesenzellen erscheinen neben diesen Reihen schon schmale, gleichgestellte, aus zusammengetretenen Körnchen gebildete Bänder. Und schliesslich stösst man auf Zellen, in welchen eine regelmässige Anordnung zu teils um den Kern concentrisch geschichteten, teils gleichlaufend zur Zelloberfläche gestellten mehr oder minder breiten und langen Feldern zu finden ist. Zwischen diesen Granulaherden, die Gassen zwischen ihnen gleichsam ausfüllend, ist eine Substanz vorhanden, welche die gleichen physikalischen wie färberischen Eigenschaften be-

sitzt wie der Randsaum und daher in einem gleichmässig hellgraublauen Farbentone erscheint (Taf. 2, Fig. 3—5). Schliesslich kann man als noch weiter fortgeschrittene Entwickelungsstadien Riesenzellen konstatieren, in welchen die Granula zu so dichten Komplexen zusammengelagert sind, dass diese Gebilde wie Schollen aussehen. Eine Auflösung dieser Schollen in einzelne Granula ist mit dem Microscope kaum noch möglich. Die so beschaffenen Bilder erinnern auf den ersten Blick sehr an die Ganglienzellen mit ihren Nisslkörperchen (Taf. 2, Fig. 5).

Das sind die hauptsächlichsten Befunde, welche ich in Bezug auf die Anordnung der Zellgranula und betreffs des Randsaumes bei meinen Beobachtungen habe erheben können. Im nachstehenden soll nun eine kurze Schilderung der bei den einzelnen Fällen gewonnenen Ergebnisse erfolgen.

Fall 1.

3 Tage alter Knabe. Missbildung des Herzens.

In den Präparaten, welche durch Abklatsch erhalten, sind ziemlich zahlreiche Knochenmarksriesenzellen vorhanden. Der Kern zeigt meist die Kranzform. Die Granula, welche in sämtlichen Zellen gleichmässig über den ganzen Zellleib verteilt sind, weisen einen etwas blass schmutzigroten Ton auf, während die neutrophilen Granula der Myelocyten violett oder fast schwarzrot tingiert sind. Weder im Endoplasma noch um den Kern herum findet sich irgend eine körnchenfreie Partie.

Fall 2.

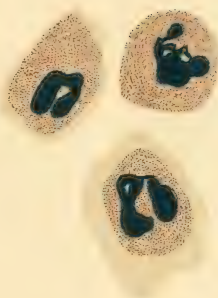
3½jähriger Knabe. Lymphoide Leukämie.

Bei diesem, wie bei den übrigen an Schnittpräparaten untersuchten Fällen sind immer 100 Riesenzellen zum Studium herangezogen worden.

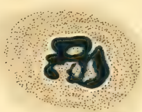
Die Riesenzellen liegen in diesem Knochenmarke oft zu zwei und drei zusammen. Fast in allen Zellen ist ein wohl aus-



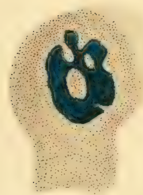
1.

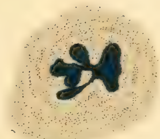


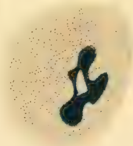
2.



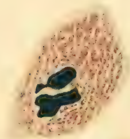
3.

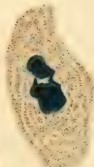






4.





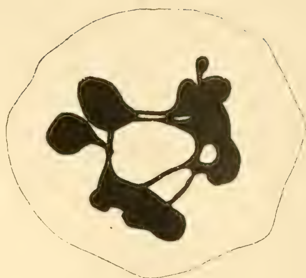


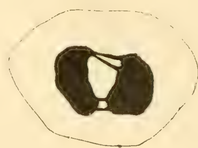
5.

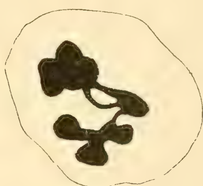
Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

I. II. III.











gebildeter Kranzkern vorhanden. Besonders treten Zellen in den Vordergrund, deren Körner zu Reihen und Feldern, wie sie oben beschrieben, angeordnet sind. Diese Elemente machen 95 % aus. Auffallend ist, dass fast sämtliche dieser eben erwähnten Riesenzellen einen Randsaum zeigen, während er bei den andern fast immer fehlt. Dieser Randsaum erscheint in manchen Fällen sehr breit und besitzt oft grosse lappige Auswüchse. In 3 % der Megakaryocyten beobachtet man die bereits geschilderte Schollenbildung. Es ist bei den meisten dieser Gebilde nicht möglich, sie bei Immersionsbetrachtung in Granula aufzulösen.

Fall 3.

Fünfjähriger Knabe. Gliom des Grosshirns.

Die Knochenmarksriesenzellen sind in sehr reichlicher Zahl anzutreffen. Sie liegen zu drei und vier, ja bis zu sieben zusammen. Der Randsaum ist in sämtlichen Zellen, wenn auch schmal, ausgebildet. Die Kerne weisen durchweg eine schön entwickelte Kranzform auf. Die Granula, welche sehr distinkt hervortreten, sind in 60 % gleichmässig verteilt. In den übrigen Zellen sind die Körner zu mehr oder minder charakteristischen Feldern zusammen gelagert. Hiermit in gewissem Zusammenhange scheint die Breite des Aussensaumes zu stehen. Denn bei den Zellen, in denen man eine deutliche Gruppierung der Granula zu Feldern erkennt, ist er am breitesten angelegt und besitzt hin und wieder auch buckelförmige Auswüchse.

In einer der hundert Riesenzellen finden sich im Protoplasma eingeschlossen drei wohlerhaltene, neutrophile Leucocyten.

Fall 4.

15jähriger Knabe. Empyem der Pleurahöhle.

Die Riesenzellen scheinen in etwas spärlicher Zahl vorhanden zu sein. Der Kern weist fast in allen Zellen eine vielgestaltige

Kranzform auf. In vielen Zellen sind die Felder sehr deutlich ausgeprägt. Schollenbildung ist jedoch nirgends zu constatieren. Es fällt besonders in die Augen, dass fast nur die Zellen mit ausgesprochenem Kranzkern und deutlich ausgebildeten Feldern einen Randsaum besitzen, welcher in dem vorliegenden Falle allerdings nur in mittlerer Breite entwickelt ist.

Fall 5.

26jährige Frau. Schwere Anämie nach Geburt.

Die Knochenmarksriesenzellen sind, obwohl in den untersuchten Schnitten überhaupt kein Fettmark vorhanden ist, ganz enorm selten. In vielen Schnitten findet man nicht eine einzige Riesenzelle. Besonders auffallend bei den vorhandenen Zellen ist die ausgeprägte Anordnung der Granula zu sehr feinen Bändern oder sehr schmalen Feldern, so dass die schon oben beschriebenen granulafreien Strassen zwischen diesen Gebilden vielfach breiter sind als die Felder. Der Randsaum ist bei allen Zellen ausgeprägt. Der Kern zeigt in der Mehrzahl Kranzform. In vereinzelten Riesenzellen sieht man eine gleichmässige Verteilung der Granula. In diesen Fällen ist der Randsaum sehr schmal ausgebildet. Hin und wieder begegnet man Knochenmarksriesenzellen, die nur ein sehr schmales Protoplasma um den wohlausgebildeten Kern herum aufweisen.

Fall 6.

28jährige Frau. Sepsis.

Im Abklatschpräparate sind die Granula der Knochenmarksriesenzellen schlecht tingiert und undeutlich, während die neutrophilen Granulationen in sämtlichen Zellen zu vorzüglicher Darstellung gelangt sind.

Im Schnittpräparate sind nur relativ wenig Riesenzellen vorhanden. Sie liegen fast immer einzeln, nie zu kleinen Häufchen zusammen. In 88 % der Zellen sieht man eine gleich-

mässige Verteilung der Zellkörner. Niemals ist im Innern des Kernes oder an seiner Aussenseite eine granulalose Partie im Protoplasma zu constatieren. Nur in 12 % der Riesenzellen treten Granulafelder in Erscheinung, die jedoch auch nicht besonders deutlich ausgeprägt sind. In 80 % findet sich ein mehr oder minder ausgebildeter Ringkern. Ein Randsaum ist nirgends vorhanden.

In einer Knochenmarksriesenzelle, welche überall sehr schön hervortretende Granula aufweist, zeigt sich ein sehr schöner Monaster.

Ferner enthält eine andere Zelle ein wohl erhaltenes, grün gefärbtes, rotes Blutkörperchen.

Fall 7.

45jähriger Mann. Magencarcinom.

Die Riesenzellen liegen an verschiedenen Stellen der Schnitte oft zu drei und vier und fünf zusammen. In anderen Partien erscheinen sie wieder spärlicher.

Von den Zellen zeigen 54 % eine gleichmässige, 46 % eine zu mehr oder minder deutlichen Feldern angeordnete Verteilung der Granula. Kranzkerne sind ungefähr in doppelter Anzahl vorhanden als die einfachen, plumpen, bohnenförmigen Kerne. Einen Randsaum findet man nur bei 18 % der Zellen. Niemals ist diese granulafreie Zone besonders stark ausgebildet, meistens stellt sie nur einen sehr schmalen Saum dar. Am schönsten findet sich der Randsaum entwickelt bei Riesenzellen, welche einen Kranzkern und scharf hervortretende Granulafelder besitzen.

In vereinzelten (3) Riesenzellen sind neutrophile Leucocyten eingeschlossen.

Fall 8.

45jähriger Mann. Miliartuberkulose.

Bei diesem Falle sind im Knochenmarksgewebe in mässiger Anzahl miliare Tuberkel vorhanden. Die Anzahl der Riesen-

zellen ist trotz dieser Affektion, soweit das überhaupt zu beurteilen ist, weder vermehrt noch vermindert. Sie weisen im ganzen Knochenmarke, auch in nächster Nähe der Tuberkel, in bezug auf ihre ganze Zusammensetzung nicht die geringsten Veränderungen auf.

Bei der Tinktion mit Azur II-Eosin zeigen die Riesenzellen, welche in seltenen Fällen zu mehreren zusammenliegen, in ihrer grossen Mehrzahl einen ziemlich gut ausgebildeten Kranzkern. Hauptsächlich sieht man eine gleichmässige Verteilung der Granula im Zellleibe. Nur in 28% der Zellen ist eine Felderung anzutreffen, die jedoch bei den meisten Exemplaren nicht besonders ausgesprochen ist. Ein meist schmaler, nur bei einigen Riesenzellen etwas breiterer Randsaum findet sich in 18%. Bei oberflächlich angeschnittenen Zellen fällt auf, dass hier fast immer eine mehr oder weniger, oft stark hervortretende Felderung vorhanden ist. Das scheint, da bei den in der Mitte durchschnittenen Zellen, wie schon gesagt, nur ein wenig ausgesprochene Gruppierung der Zellkörner zu Komplexen anzutreffen ist, darauf hinzuweisen, dass die Zusammenlagerung der Granula zu Feldern an der Peripherie ihren Anfang nimmt und zum Centrum der Zelle zu allmählich fortschreitet.

Bei der Färbung mit polychromem Methylenblau erscheinen ebenfalls in präziser Weise die Zellengranula in dem mittelstark blaugefärbten Plasma. Sie haben einen schwachen, aber doch deutlich schmutzig-rot erscheinenden Farbenton angenommen. Der Randsaum, welcher ebenfalls in einem mittleren Blau tingiert ist, erweist sich absolut frei von Granulationen. Die neutrophilen Myelocyten und Leucocyten zeigen nicht die geringste Andeutung von Zellkörnelungen. Die Mastzellengranula sind tief violett-rot gefärbt und auf das allerschärfste verschieden von den Körnern der Megakaryocyten.

Bei Behandlung mit wässerigem Methylenblau werden die Riesenzellen-Granula gleichfalls, wenn auch sehr schwach

gefärbt. Es will mir scheinen, als ob auch bei dieser Tinktion ein leicht ins Rötliche spielender Ton, welcher allerdings nur eben hervortritt, an den Granulationen zu sehen sei.

Für eine später zu besprechende Frage sind die in den vorliegenden Präparaten in relativ grosser Anzahl vorhandenen Lymphocyten und Plasmazellen von Bedeutung. Die Lymphocyten bilden bei den Tuberkeln eine, wenn auch nicht sehr breite, doch immer hervortretende, constante Begrenzungszone. Die sehr schön ausgebildeten lymphocytären Plasmazellen mit ausgesprochenem Radkerne liegen nicht nur in der Nähe der Tuberkel, sondern auch entfernt davon zu kleinen Häufchen von sechs, acht und zehn Zellen angeordnet. Weder bei den Lymphocyten noch bei den Plasmazellen treten bei den angewandten Färbungen irgend welche Zellbestandteile hervor, welche als Granula zu deuten wären. Auch bei der Tinktion mit Azur II-Eosin habe ich trotz sorgfältigster Aufmerksamkeit niemals in einem Lymphocyten die sogenannten Azur-Granula gefunden, wie sie im Blutausstrichpräparate von Michaelis und Wolff in den Lymphocyten beschrieben worden sind.

In einer Riesenzelle liegt ein unverändertes, rotes Blutkörperchen mitten im Protoplasma.

Fall 9.

54jähriger Mann. Lymphocytäre Leukämie.

Die Knochenmarksriesenzellen sind bei der vorliegenden Beobachtung augenscheinlich vermindert. Meistens liegen sie einzeln im Präparate. Hin und wieder trifft man jedoch auch kleinere Gruppen von drei und vier Riesenzellen.

In 94% der Zellen ist eine deutliche Gruppierung der Granula zu Feldern vorhanden, welche bei den meisten Exemplaren in sehr präziser Weise ausgeprägt ist. Zur Schollenbildung ist es jedoch in keiner Zelle gekommen. Die Kerne besitzen fast sämtlich eine ausgesprochene Kranzform. Der bei 44% der

Riesenzellen vorhandene Randsaum ist nur in mässiger Breite entwickelt.

In sechs von den 100 untersuchten Riesenzellen sind wohl ausgebildete Mitosen anzutreffen.

Fall 10.

77jährige Frau. Krebs der Stirn.

Abklatschpräparat vom Knochenmarke des Sternums (Taf. 2, Fig. 4): Die Gestalt der Riesenzellen ist fast durchweg eine mehr oder minder kugelige, wenn daneben auch etwas längliche und leicht unregelmässige Zellformen zu beobachten sind. Die Kerne besitzen zu einem grossen Teile eine einfache, keulen- oder bohnenförmige Gestalt. Nur in einem gewissen Prozentsatz ist ein ausgebildeter Kranzkern anzutreffen. Die schmutzig-rot gefärbten Granula sind auf das schönste zu sehen. Sie treten besonders klar bei Gasbeleuchtung hervor. An einzelnen Zellen kann man ganz deutlich eine Lagerung der Körner zu Reihen und schmalen Feldern beobachten. Allerdings zeigen sich diese Formationen hier niemals so klar wie an Schnittpräparaten. Das hat seinen natürlichen Grund darin, dass wir beim Abklatschpräparat immer die Zelle in ihrer ganzen Dicke vor uns haben, während im Schnitte nur eine Scheibe der Zelle vorhanden ist, welche selbstverständlich einen besseren Durchblick gestattet und daher die Protoplasmastrukturen in schärferer Weise zu Tage treten lässt. An einzelnen Zellen lässt sich auch ein wohl ausgeprägter Protoplasmasaum constatieren, welcher hin und wieder lappige Auswüchse besitzt. Bemerkenswert ist schliesslich noch, dass auch in diesen Abklatschpräparaten niemals eine granulafreie Stelle weder im Endoplasma noch in der Umgebung des Kernes festzustellen ist.

In den Schnittpräparaten vom Femurknochenmarke, welche mit Azur II-Eosin tingiert sind, finden sich die Riesenzellen nur in geringer Anzahl. Nur selten liegen sie

zu zweit nebeneinander. Die Kerne sind meistens klein, plump, einfach gebaut. Nur hin und wieder trifft man einen gelappten Kern an, während wohl ausgebildete Kranzkerne zu den grössten Seltenheiten gehören. Die Granula sind fast immer gleichmässig verteilt. Nur in verschwindend wenigen Fällen kann man eine Lagerung zu concentrisch geschichteten Feldern erkennen. Der Randsaum ist an den Zellen nur bei ganz vereinzelten Individuen in sehr schmaler Zone entwickelt.

Das gleiche Material, welches einige Zeit nach dem Tode gewonnen ist, habe ich weiter mit Osmium gebeizt und nach Altmann gefärbt. Die Granula der neutrophilen und eosinophilen Zellen sind in diesen Präparaten ganz vorzüglich dargestellt. In den Knochenmarksriesenzellen hingegen sind nur in ganz verschwindend wenigen Exemplaren ganz vereinzelte kleine rote Körner anzutreffen. Zu bemerken ist, dass bei diesem Material auch die in mässiger Anzahl im Knochenmarke befindlichen Plasmazellen niemals Granulationen aufweisen. — Von besonderer Bedeutung scheint mir das Verhalten der Kerne der Knochenmarksriesenzellen bei dieser Färbung zu sein. Die Kerne der Riesenzellen treten nur eben schwach durch eine hellgelblichbraune Färbung hervor. Auf der andern Seite dagegen sind die Kerne sämtlicher anderer Knochenmarkszellen (Myelocyten, kernhaltige rote Blutkörperchen, Lymphocyten, Plasmazellen) tiefrot tingiert.

Fälle 11 und 12.

17jähriger Knabe und 45jähriger Mann.

Bei Amputation lebensfrisch gewonnenes Material.

Die Ergebnisse der Untersuchungen an diesen beiden Fällen werde ich zusammenfassend im nachstehenden mitteilen, da die Befunde der beiden Beobachtungen in bezug auf die hier zu besprechenden Dinge vollkommen übereinstimmende sind.

Bei der Färbung mit Azur II-Eosin bieten die vorliegenden Präparate in bezug auf Form des Kernes, betreffs der Grösse, Farbe und Anordnung der Granula und des Randsaumes ganz die gleichen Bilder, wie sie bei den vorangehenden 10 Fällen besprochen sind.

Hier sollen nur die Resultate angeführt werden, welche an diesem lebensfrischen Material mit der Altmann-Schriddeschen Methode erzielt sind.

Bei dieser Methode habe ich in den Riesenzellen niemals eine Körnelung darstellen können, während zum Beispiel die Lymphocyten in diesen Schnitten sehr schön gefärbte Granulationen aufweisen. Der auf den vorigen Seiten beschriebene granulahaltige Zellteil zeigt bei dieser Färbung eine gelblichbraune Tönung. Bei genauerem Zusehen erkennt man, dass diese im ersten Augenblick gleichmässig, fast homogen erscheinende Masse ein äusserst feines Wabenwerk darstellt, so dass die Vermutung nahe liegt, dass hier die zwischen den Körnelungen liegende Protoplasmasubstanz dargestellt ist, während die Granulationen selber ausgespart bleiben.

Von besonderer Wichtigkeit erscheint mir der an allen Zellen erhobene Befund zu sein, dass diese gelblichbraun erscheinende intra- und perinukleäre Zone durch eine sehr scharfe, tiefbraun erscheinende Linie gegen die Randzone abgegrenzt wird. Diese Linie, welche wie schon gesagt, bei allen Riesenzellen wiederkehrt und die man als Membran bezeichnen muss, ist nun in jedem Falle vollkommen geschlossen. Sie zeigt nirgends auch nur die kleinsten Unterbrechungen oder Öffnungen.

Weiter fallen in der im und um den Kern herum befindlichen Protoplasmazone leuchtend hell erscheinende, vollkommen ungefärbt gebliebene Gebilde auf, die vielfach von sichelförmiger, hin und wieder auch von wurmartig gewundener Form sind. Sie sind meist nur in geringer Zahl, zu zwei und drei und vier

vorhanden. Ihre Lagerung ist eine durchaus inconstante. Bald liegen sie dicht neben dem Kern, bald mitten im Protoplasma, oft auch in der Nähe der Membran. Auch ihre Richtung ist nicht immer die gleiche, wenn die meisten dieser Gebilde in ihrer Längsrichtung auch gleichlaufend sind der beschriebenen Membran. Doch findet man auch hin und wieder solche, die leicht gewunden sind, und dem Kern zu gerichtet verlaufen. Diese ungefärbten, hellen Spalten oder gewundenen Gänge kommen nun nicht, wie es scheint, in allen Riesenzellen vor. So habe ich sie jedesmal in den kleineren Riesenzellen vermisst, welche meistens auch einen noch einfachen Kern besitzen.

Über den Randsaum ist zu bemerken, dass er nicht wie bei den Färbungen mit Azur II-Eosin und Methylenblau ein homogenes Aussehen aufweist, sondern dass scheinbar mit der Membran im Zusammenhang stehende franzenartige, braungefärbte Fäden und Fortsätze radiär in ihn ausstrahlen. Diese Fäden erscheinen an der der Membran aufsitzenden Basis breiter und laufen nach aussen hin in den Randsaum in feinste Endchen aus. Der Randsaum zeigt nirgends eine vielleicht durch eine Membran gebildete scharfe Abgrenzung.

Auf eine zeichnerische Wiedergabe dieser geschilderten Zellbilder möchte ich verzichten, da betreffs der intraprotoplasmatischen Spalten und Gänge eine völlige Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Lengemann und Retzius herrscht, welche Autoren bereits Abbildungen ihren diesbezüglichen Publikationen beigegeben haben. Die übrigen, besonderen morphologischen Einzelheiten sind ja in genügend ausführlicher Weise beschrieben worden.

Am Anfange dieses Kapitels habe ich ein allgemeines Bild der Knochenmarksriesenzellen gegeben, wie es sich bei der Färbung der Präparate mit Azur II-Eosin ergiebt. Nach Schil-

derung der einzelnen, an zwölf Fällen gemachten Beobachtungen werde ich nunmehr hier die weiteren, aus diesen Untersuchungen resultierenden Ergebnisse anfügen.

Bei allen Fällen werden die erwähnten Ausführungen im vollen Umfange bestätigt. Betreffs der Granula hat sich ergeben, dass sie sich auch mit polychromem und mit wässerigem Methylenblau darstellen lassen und bei diesen Färbungen einen leicht ins Rötliche spielenden Farbenton aufweisen. Sie unterscheiden sich jedoch scharf in der Farbenreaktion von den metachromatischen Mastzellengranulationen. Des weiteren hat sich gezeigt, dass die Zusammenlagerung der Zellkörner zu Reihen und Feldern wohl an der Peripherie des Zellleibes ihren Anfang nimmt und allmählich zum Zellencentrum fortschreitet. Bemerkenswert ist, dass der Randsaum in den Zellen am deutlichsten und breitesten entwickelt ist, welche einen wohl ausgebildeten Kranzkern und Granula-Felderung aufweisen, also in den Zellen, welche man wohl als reife Individuen bezeichnen kann.

Nicht unwichtig sind die Befunde, welche in den Abklatschpräparaten gewonnen sind. Hier erscheinen die Körner der Knochenmarksriesenzellen nur sehr schwach oder blass schmutzigrot tingiert, während die neutrophilen Granulationen der Myelocyten und Leucocyten sehr scharf in einem fast schwarzroten Farbentone hervortreten. Im Einklang damit steht die Tatsache, dass bei der an Leichenmaterial vorgenommenen Färbung nach Altmann-Schridde die neutrophilen Körnelungen stark gefärbt erscheinen, während die Knochenmarksriesenzellen überhaupt keine spezifischen Zellkörner aufweisen. Im Anschluss an diese Beobachtung ist hier gleich zu erwähnen, dass in den Altmann-Schriddeschen Präparaten der Kern der Riesenzellen sich als ein schwach gelblich-braun gefärbtes Gebilde darstellt, dem gegenüber die Kerne sämtlicher anderen Knochenmarkszellen tiefrot gefärbt sind, und weiter,

dass in den mit Azur II-Eosin tingierten Knochenmarksschnitten welche Lymphocyten und Plasmazellen enthalten, in diesen Elementen keine Granulationen dargestellt sind, während die Körner der Megakaryocyten aufs beste zur Anschauung gebracht sind.

Ferner haben wir gesehen — es sind diese Zählungen nur bei den ersten zehn Fällen vorgenommen worden —, dass sich unter 1000 Zellen nur sieben Mitosen gefunden haben, und dass unter der gleichen Anzahl nur bei fünf Knochenmarksriesenzellen phagocytäre Vorgänge in bezug auf neutrophile Leucocyten und Erythrocyten wahrgenommen worden sind.

Schlussbetrachtungen.

In den folgenden Zeilen werde ich in Kürze unsere durch frühere Arbeiten anderer Autoren und durch meine hier vorliegenden Untersuchungen gewonnenen Kenntnisse über die menschlichen Knochenmarksriesenzellen zusammenstellen und zugleich im Anschluss daran biologische und genetische Fragen auf Grund meiner Erfahrungen kritisch erörtern.

Allgemein angenommen ist heute die Lehre, dass morphologisch und genetisch die Knochenmarksriesenzellen streng zu scheiden sind von den Ostoklasten Koellikers. Mit Marchand möchte ich die letzteren Elemente als Resorptions- oder Fremdkörperriesenzellen auffassen. Vielleicht empfiehlt es sich, in der deutschen Sprache diese beiden Zellarten durch die Namen: Knochenmarksriesenzellen und Knochenriesenzellen zu trennen, zumal der Name Megakaryocyten sich nur schlecht einzubürgern scheint.

Die Knochenmarksriesenzellen stellen die grössten, einkernigen Zellindividuen des menschlichen Körpers dar. Ihre Gestalt ist im freien Zustand wohl eine kugelige, während ihre Gestaltung im Knochenmark durch die Umgebung bedingt wird und daher die verschiedensten Formen erkennen lässt.

Die menschlichen Riesenzellen besitzen einen Zellleib, welcher sich in einen inneren, Granula führenden Teil und eine äussere, granulalose Zone, den Randsaum trennen lässt. Diese beiden Bestandteile des Zellleibes werden, wie das die Färbung nach Altmann-Schridde lehrt, durch eine Membran von einander geschieden.

Der Kern der Riesenzellen weist in einfachstem Zustande eine rundliche, keulen- oder bohnenförmige Gestalt auf, während die wohl als am weitesten ausgebildet zu bezeichnenden Kerne eine nach den verschiedensten Seiten hin variierende Kranzform darbieten. Korbartige oder hohlkugelförmige Kerne, wie sie Arnold (56) beschreibt, habe ich niemals gesehen.

Bezüglich der feineren Verhältnisse des Protoplasmas kann ich die Angaben Arnolds (56) bestätigen, dass man bei der Altmannschen Färbung hin und wieder in einzelnen Riesenzellen rote Körner antrifft. Ich glaube jedoch, dass es sich hier wohl nicht um spezifische Produkte des Protoplasmas, sondern um mehr zufällige Befunde handelt.

Als einen integrierenden Bestandteil des Protoplasmas haben wir nach meinen Untersuchungen die mit Azur II-Eosin und Methylenblau darstellbaren Granulationen zu betrachten. Sie liegen sowohl im Innern des Kernes, im Endoplasma, sowie in der mehr oder minder breiten perinukleären Zone in übereinstimmender Weise angeordnet. Ihre Lagerung ist eine verschiedene: im einfachsten Falle sind

sie gleichmässig verteilt, in anderen Fällen sehen wir, wie sie in zur Zellmembran gleich gerichtet verlaufenden Reihen, Bändern und Feldern angeordnet sind. Hin und wieder weisen diese Granulafelder eine so dichte Lagerung auf, dass sie den Anschein von Schollen erwecken. Zwischen diesen Feldern befindet sich ein zusammenhängendes Netzwerk von Strassen und Gassen, welche aber niemals in den Randsaum übergehen, sondern wie es scheint, von ihm durch die Membran abgeschlossen sind. Ob vielleicht in dieser Membran allerfeinste Lücken vorhanden sind, habe ich nicht feststellen können.

Weiter zeigen sich in einer bestimmten Anzahl von Zellen bei Färbung mit Erythrosin (Retzius) und nach Altmann-Schridde in dem bis zur Membran reichenden Protoplasma, in welchem bei diesen Tinktionen keine Granula zur Anschauung gebracht sind, vacuolenartige oder spaltförmige oder auch wurmartig gewundene, helle Lücken. Retzius vergleicht sie mit den Holmgrenschen intracellulären Saftbahnen. Nach meiner Ansicht muss es sich aber doch wohl um etwas anderes handeln, da sie zu unregelmässig und ungeordnet sind und auch niemals constant in den Riesenzellen vorkommen. Welche Bedeutung sie in Wirklichkeit haben, kann ich allerdings nicht sagen. Vielleicht werden sie mit den Stoffwechselvorgängen der Zelle in irgend einem Zusammenhang stehen. Ich glaube auch nicht, dass diese Gebilde mit den von mir beschriebenen, zwischen den Granulafeldern gelegenen Gassen etwas gemein haben. Dagegen spricht eben auch ihr inkonstantes Vorkommen und ihre sehr unregelmässige Anordnung, während die granulalosen Zellstrassen immer nach einem bestimmten Plane angelegt zu sein scheinen.

Welche Bewandtnis es mit den geschilderten, scheinbar mit der Membran im Zusammenhang stehenden

franzenartigen Bildungen hat, welche radiär in den Randsaum ausstrahlen, muss vorerst noch dahin gestellt bleiben. Jedenfalls sind sie in allen Zellen, in denen ein Randsaum entwickelt ist, anzutreffen.

Bezüglich der Vermehrung der Riesenzellen habe ich an meinem menschlichen Materiale nur die indirekte Kernteilung gesehen, niemals aber Bilder, welche im Arnoldschen Sinne mit Sicherheit als Fragmentierung oder Segmentierung zu deuten gewesen wären.

Auch an den von mir untersuchten Präparaten habe ich nachweisen können, dass die Riesenzellen, wenn auch unter normalen Verhältnissen nur in sehr geringem Grade, phagocytäre Eigenschaften besitzen. Dass sie unter besonderen pathologischen Verhältnissen, besonders bei Eiterungen, in ausgedehnter Weise der Phagocytose obliegen scheint mir auf Grund der früher geschilderten, an Tieren gewonnenen Beobachtungen sehr wahrscheinlich zu sein. Die Ansicht, dass die im Leibe der Riesenzellen befindlichen zelligen Elemente durch Einwanderung in den Zellleib gelangt seien, kann ich schon deshalb nicht teilen, weil ich verschiedentlich kernlose rote Blutkörperchen mitten im Protoplasma der Riesenzellen gefunden habe.

Über die genetische Beziehung der Knochenmarksriesenzellen zu den übrigen Knochenmarkselementen kann ich nach meinen Untersuchungen folgendes sagen. Ihre Granula, welche, da sie nur bei ihnen vorhanden sind, für sie spezifisch sind, zeigen, dass sie mit dem im ausgebildeten Knochenmarke des Menschen befindlichen übrigen Zellen, den Zellen der lymphocytären und leucocytären Reihe durchaus nichts gemein haben. Diese Granula beweisen meiner Ansicht nach, dass weder aus ihnen Leucocyten oder Lymphocyten hervorgehen, noch dass

die Riesenzellen einer dieser Zellrassen ihren Ursprung verdanken. Für die Annahme spricht auch entschieden der Umstand, dass bei der Altmann-Schriddeschen Methode die Kerne der Knochenmarksriesenzellen tinktoriell sich scharf unterscheiden von den Kernen sämtlicher anderen Markzellen. Ob sie sich aus den primären Wanderzellen Saxers, mit denen heutzutage vielfach in der Hämatologie die Myeloblasten fälschlicherweise zusammengeworfen werden, herausbilden, ist wohl wahrscheinlich, bewiesen ist es aber bisher noch nicht. Dass die Riesenzellen gar rote Blutkörperchen gebären sollten, wie das auch schon angenommen wurde, dafür kann ich wohl den Gegenbeweis schuldig bleiben.

Für die aktive Beweglichkeit der Knochenmarksriesenzellen, deren Beobachtung am nativen Präparate Arnold und Askanazy gelungen ist, und für welche besonders Aschoff und Lubarsch weitere Gründe beigebracht haben, kann auch ich eine Beobachtung am histologischen Präparate beibringen. In einem Lymphknoten eines lymphocytämischen Neugeborenen habe ich einmal eine die Capillarwand durchwandernde Knochenmarksriesenzelle feststellen können. Der mächtige Kern zeigt eine ausgesprochene Hantelform. Der eine kugelige Teil des Kernes liegt schon innerhalb des Lumens der Capillare, während der andere sich noch extravasculär befindet. In der gleichen Weise sieht man am Protoplasma eine tiefe Einkerbung, so dass die ganze Zelle eine Art Uhrglasform darbietet. Damit dürfte wohl auch im histologischen Bilde der Beweis für die Wanderungsfähigkeit der Knochenmarksriesenzellen als erbracht angesehen werden dürfen.

Figurenerklärung.

Tafel 1.

Die drei Gruppen der Kerne der Knochenmarksriesenzellen. Abklatschpräparate.

Tafel 2.

Sämtliche Präparate sind mit Azur II-Eosin-Aceton behandelt.

Fig. 1. Schnitt aus dem Knochenmarke eines fünfjährigen Knaben. Knochenmarksriesenzellen mit und ohne Randsaum. Neutrophile und eosinophile Myelocyten. Zwischen den drei Riesenzellen ein Myeloblast.

Fig. 2. Knochenmarksriesenzellen von einem 3 1/2 jährigen Knaben. Die untere Zelle zeigt einen sehr schön entwickelten Randsaum.

Fig. 3. Knochenmarksriesenzelle mit beginnender Granulafelderung. Bei dem um den Kern herum befindlichen hellen Saum handelt es sich um ein durch Schrumpfung veranlasstes Kunstprodukt.

Fig. 4. Knochenmarksriesenzellen mit typischer Granulafelderung und Schollenbildung.

Fig. 5. Knochenmarksriesenzellen aus einem durch Hitze fixierten Abklatschpräparate (77 jähr. Frau).

Litteraturverzeichnis.

1. Robin, Ch., Sur deux nouvelles espèces d'éléments anatomiques. Compt. rend. et mém. de la Soc. de Biol. Paris 1849.
2. Grohe, Zur Geschichte der Melanämie nebst Bemerkungen über den normalen Bau der Milz und Lymphdrüsen. Virchows Archiv. Bd. 20. 1861.
3. Virchow, R., Die krankhaften Geschwülste. Bd. 2. 1864—65.
4. Bizzozero, Sulla funzione ematopoetica del midullo delle osse. Gaz. med. ital. Lombard. 1868.
5 Neumann, Über die Bedeutung des Knochenmarks für die Blutbildung. Arch. f. Heilkunde. Bd. 10. 1869.
6. Hoffmann, S. A. und Langerhaus, P., Über den Verbleib des in die Zirkulation eingeführten Zinnobers. Virchows Archiv. Bd. 48. 1869.
7. Bizzozero, Studien über das Knochenmark. Besprechung von M. Fränkel in Virchows Archiv. Bd. 52. 1871.
8. Ponfick, E., Über die sympathischen Erkrankungen des Knochenmarkes bei inneren Krankheiten. Virchows Archiv. Bd. 56. 1872.
9. Koelliker, A., Die Verbreitung und Bedeutung der vielkernigen Zellen der Knochen und Zähne. Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. 1872.
10. — Die normale Resorption des Knochengewebes und ihre Bedeutung für die Entstehung der typischen Knochenformen. Leipzig 1873.
11. Morat, Contributions à l'étude de la moëlle des os. Thèse de Paris. 1873.
12. Hoyer, J. und Stravinsky, Über den feineren Bau des Knochenmarkes bei Kaninchen und Hunden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 22. 1873.
13. Morrison, Bone absorption by means of giant cells. Edinb. med. Journ. 1873.
14. Rustizky, J. v., Untersuchungen über Knochenresorption und Riesenzellen. Virchows Archiv. Bd. 59. 1874.
15. Robin, Ch., Observations comparatives sur la moëlle des os. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1874.

16. Fenger, Schwalbes Jahresberichte 1875.
17. Visconti, Sulla origine delle cellule gigantesche. Rendiconto del R. Istituto Lomb. 1876.
18. Cacciola, Sulla pretessa cellule gigante delle affezioni inflammatos delle osse. Gaz. med. di Roma 1877.
19. Foa e Salvioli, Sulla origine dei globuli rossi del sangue. Arch. per le scienze mediche. 1879.
20 Obrastzow, Zur Morphologie der Blutbildung im Knochenmark der Säugetiere. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1880 und Virchows Archiv Bd. 84. 1881.
21. Rindfleisch, G. E., Über Knochenmark und Blutbildung II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 17. 1880.
22. Arndt, R. Beobachtungen an rotem Knochenmark. Virchows Archiv. Bd. 80. 1880.
23. Baiardi, Sulla reproduzione del midullo delle osse. Arch. per le sc. med. 1881.
24. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.
25. Malassez, Sur l'origine et la formation des globules rouges dans la moëlle des os. Arch. de physiol. norm. et pathol. 1882.
26. Arnold, J., Beobachtungen über Kerne und Kernteilungen in den Zellen des Knochenmarkes. Virchows Arch. Bd. 93. 1883.
27. — Über Kern- und Zellteilung bei akuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz. Virchows Arch. Bd. 95. 1884.
28. — Weitere Beobachtungen über die Teilungsvorgänge in den Knochenmarkzellen und weissen Blutkörperchen. Virchows Archiv. Bd. 97. 1884.
29. Löwit, Über Neubildung und Zerfall weisser Blutkörperchen. Sitzungsber. d. Akad. z. Wien. Bd. 92. Abt. III. 1885.
30. Denys, J., La cytodiérèse des cellules géantes et des petites cellules incolores de la moëlle des os. La Cellule T. II. 1886.
31. Werner, W., Über Teilungsvorgänge in den Riesenzellen des Knochenmarkes. Virchows Archiv. Bd. 106. 1886.
32. Geelmuyden, H. Chr., Das Verhalten des Knochenmarkes in Krankheiten und die physiologische Funktion desselben. Virchows Archiv Bd. 105. 1886.
33. Cornil, Sur la multiplication des cellules de la moëlle des os par division indirecte dans l'inflammation. Arch. de physiol. norm. et pathol. 1887.
34. Denys, J., Quelques remarques sur la division des cellules géantes de la moëlle des os d'après les travaux de Arnold, Werner, Löwit et Cornil. Anat. Anz. Bd. 3. 1888.
35. Arnold, J., Weitere Mitteilungen über Kern- und Zellteilungen in der Milz; zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der von der typischen Mitose abweichenden Kernteilungsvorgänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
36. Denys, J., Quelques remarques à propos du dernier travail d'Arnold sur la fragmentation indirecte. La Cellule. T. 5. 1889.

37. Demarbaix, H., Division et dégénérescence des cellules géantes de la moëlle des os. La Cellule. T. 5. 1889.
38. Howell, W. H., Observations upon the occurence structure and function of the giant cells of the marrow. Journ. of Morphol. Boston 1890.
39. van der Stricht, Recherches sur la structure et la division des cellules géantes. Verh. des X. internationalen Kongresses. Berlin 1890.
40. Tornier, O., Das Knochenmark. Inaug.-Diss. Breslau 1890.
41. Stroebe, Über Kernteilung und Riesenzellenbildung in Geschwülsten und im Knochenmark. Zieglers Beitr. Bd. 7. 1890.
42. Hess, K., Über Vermehrungs- und Zerfallserscheinungen an den grossen Zellen der akut hyperplastischen Milz der weissen Maus. Zieglers Beitr. Bd. 8. 1890.
43. Kuborn, Du développement des vaisseaux et du sang dans le foie d'embryon. Anat. Anz. 1890.
44. Flemming, W., Über Teilung und Kernformen bei Leucocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
45. van Bambeke, C., und van der Stricht, O., Caryomitose et division directe des cellules à noyau bourgeonnant (mégacaryocytes, Howell) à l'état physiologique. Ann. de la Soc. de méd. de Gand 1891.
46. Müller, H. F., Zur Leukämie-Frage. Deutsch. Archiv f. klin. Medizin. Bd. 48. 1891.
47. Flemming, W., Zelle, Entwickelung und Stand der Kenntnisse über Amitose. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 2. 1892.
48. Kostanecki, K. v., Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung. Anat. Hefte. Bd. 1. 1892.
49. — Über Kernteilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen an der embryonalen Säugetierleber. Ebenda 1892.
50. Schmidt, M. B., Über Blutzellenbildung in Leber und Milz unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Zieglers Beitr. Bd. 11. 1892.
51. Freiberg, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Blutkörperchen im Knochenmark. Inaug.-Dissert. Dorpat 1892.
52. Aschoff, L., Über capilläre Embolie von riesenkernhaltigen Zellen. Virchows Archiv. Bd. 134. 1893.
53. Lubarsch, Zur Lehre von der Parenchymzellenembolie. Fortschr. d. Medizin. Bd. 11. 1893.
54. Heidenhain, M., Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894. (Vergl. auch Würzburger Sitzungsberichte 1892.)
55. Ceconi, A., Ricerche sul midollo funzionante delle ossa. Padua 1895.
56. Arnold, J., Zur Morphologie und Biologie der Zellen des Knochenmarkes. Virchows Archiv. Bd. 140. 1895.
57. — Über die feinere Struktur der hämoglobinlosen und hämoglobinhaltigen Knochenmarkszellen. Virchows Archiv. Bd. 144. 1896.
58. Saxer, Fr., Über die Entwickelung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weissen Blutkörperchen. Anat. Hefte. H. 19. 1896.

59. Whiting, Transact. R. Soc. Edingburgh. Vol. 38. 1896. Citiert bei Ebner.
60. Trambusti, A., Le cellule giganti del midollo delle ossa nelle anemie acute. Accad. med.-chir. di Ferrare 1897.
61. Pugliese, A., Über die physiologische Rolle der Riesenzellen. Fortschritte der Medizin. 1897.
62. Marwedel, G., Die morphologischen Veränderungen der Knochenmarkszellen bei der eitrigen Entzündung. Zieglers Beiträge. Bd. 22. 1897.
63. Roger et Josué, La moëlle osseuse à l'état normal et dans les infections. Masson, Paris 1899.
64. Foà, P., Beitrag zum Studium des Knochenmarkes. Zieglers Beiträge. Bd. 25. 1899.
65. Enderlen, Histologische Untersuchungen bei experimentell erzeugter Osteomyelitis. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie. Bd. 52. 1899.
66. Pappenheim, A., Vergleichende Untersuchungen über die elementare Zusammensetzung des roten Knochenmarkes einiger Säugetiere. Virch. Arch. Bd. 157. 1899.
67. Marchand, F., Der Prozess der Wundheilung mit Einschluss der Transplantation. Stuttgart 1901.
68. Lengemann, P., Knochenmarksveränderungen als Grundlage von Leucocytose und Riesenkernverschleppungen. Zieglers Beiträge. Bd. 29. 1901.
69. Holmgren, E., Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 11. 1901.
70. Retzius, G., Zur Kenntnis der Riesenzellen und der Stützsubstanz des Knochenmarkes. Biologische Untersuchungen. Neue Folge X. 1902. (Vergleiche auch Anat. Anz. Verh. d. anat. Gesellsch. 1901.)
71. Ebner, V. v., in Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. III. 1902.
72. Askanazy, M., Über das basophile Protoplasma der Osteoblasten, Ostoklasten und anderer Gewebszellen. Centralbl. f. pathol. Anat. Bd. 13. 1902.
73. Weidenreich, Fr., Über Blutlymphdrüsen. Die Bedeutung der eosinophilen Leucocyten, über Phagocytose und die Entstehung von Riesenzellen. Anat. Anz. Bd. 20. 1902.
74. Pardi, F., Eritrociti nucleati (eritroblasti) ed anucleati, leucoblasti e cellule giganti (megacariociti) nel grande epiploon del coniglio. Giorn. Ital. Sc. med. II. 1904.
75. Jackson, Cl. M., Zur Histologie und Histogenese des Knochenmarkes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1904.
76. Askanazy, M., Der Ursprung und die Schicksale der farblosen Blutzellen. Münch. med. Wochenschr. 1904.
77. Banti, Archivio di Fisiologia. Genua 1904.

78. Mosse, M., Zur Kenntnis der Pseudoleukämie und der Werlhofschen Krankheit. Beiträge zur klinischen Medizin. Festschrift für Senator. 1905.

79. Hill, A., Multinucleated (giant) cells in the foetal. liver. Journ. of Physiol. Bd. 32. 1905.

80. Wolownik, Über das Verhalten der Knochenmarkszellen bei verschiedenen Krankheiten. Zeitschr. f. klin. Med. 1905.

81. Stöhr, Ph., Lehrbuch der Histologie. 1905.

82. Schridde, Herm., Untersuchungen über die Morphologie der Knochenmarksriesenzellen. Sitzungsber. d. Gesellschaft zur Beförderung d. ges. Naturwissenschaften. Marburg. Dezember 1905.

Aus der entwickelungsgeschichtlichen Abteilung des anatomischen Institutes zu Breslau.

DIE ANORDNUNG DER KNOCHENFIBRILLEN IN TRANSFORMIERTER SPONGIOSA.

VON

H. TRIEPEL,
BRESLAU.

Mit 6 Figuren auf den Tafeln 3/4.

Vor etwa zwei Jahren veröffentlichte ich eine eingehende Untersuchung des gröberen Baues der Spongiosa bei mehreren Fällen von Knochentransformation [1]. Es lagen mir vor zwei knöcherne Kniegelenksankylosen, das Heilergebnis einer Kniegelenksresection und ein (congenitaler oder in frühester Kindheit erworbener) Pes equinus. Ich wurde damals zu der Überzeugung geführt [2], dass bei Knochentransformation die neue Beanspruchung „möglicherweise" zur Bildung trajectorieller Architekturen führt. Freilich hat sich hierfür, so führte ich weiter aus, ein Beweis in keinem Falle erbringen lassen, und bisweilen kommt es sicher nicht zur Bildung trajectorieller Strukturen. Gerade auf die Abweichungen von dem reinen trajectoriellen Aufbau der Spongiosaelemente glaubte ich besonderes Gewicht legen zu sollen, geleitet von dem (auch kürzlich von Roux geäusserten) Gedanken, dass eine richtige Würdigung der Ausnahmen von einer Regel oft zu neuer Einsicht führt [3]. Die neugebildete oder abgeänderte Architektur enthält aber doch, wie ich im einzelnen darlegte, viele trajectorielle Züge, deren Bestehen man anerkennen muss, wenn man ihnen auch nicht mit

1) Triepel, Architekturen der Spongiosa bei abnormer Beanspruchung der Knochen. Anatom. Hefte. I. Abt. 25. B. S. 211 ff. 1904.

2) l. c. S. 267.

3) Roux, W., Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen. Heft 1. Die Entwickelungsmechanik ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. 1905. S. 36.

mathematischer Analyse nachgehen oder sie bis in alle Einzelheiten verfolgen kann (vgl. u. S. 76 Anm.). Dass ihre Entstehung auf funktioneller Anpassung beruht, kann nicht bezweifelt werden[1]).

Da beim Werden eines Organes — ebenso wie bei der Errichtung eines Bauwerkes durch Menschenhand — die gestaltenden Kräfte nicht sofort die gröberen Architektureinheiten, sondern zunächst die kleineren Bausteine herbeischaffen, so war meine nächste Aufgabe die, zu untersuchen, welche Beziehungen die histologischen Elemente des Knochens bei seiner Transformation zu der veränderten Beanspruchung besitzen. Von den morphologisch differenten Bestandteilen des Knochens kommen in erster Linie als die feinsten bekannten Einheiten, die mechanisch wirksam gedacht werden können, die Knochenfibrillen in Betracht. Ich legte mir die Frage vor, ob die Fibrillen, die in den Bälkchen und Plättchen[2]) der transformierten Spongiosa liegen, in Bezug auf die gröbere mechanische Beanspruchung des Knochens trajectoriell angeordnet sind[3]).

Von dem Verlaufe der Trajectorien in den Bälkchen und Plättchen der Spongiosa kann man eine Vorstellung gewinnen, auch ohne dass man complicierte Constructionen oder mathematische Ableitungen zu Hilfe nimmt. Wir setzen voraus, dass die Architektur der Spongiosa dort, wo wir sie histologisch untersuchen, trajectoriell sei, dass also die Bälkchen insubstantiierte Trajectorien darstellen, die Plättchen trajectoriellen Flächen parallel sind, d. h. solchen Flächen, die durch zwei sich schnei-

---

1) Nach den Darlegungen von Roux (l. c. S. 169), die allerdings in einer Anmerkung (S. 170) am Schlusse abgeschwächt werden, könnte es scheinen, als hätte ich die Wirksamkeit der funktionellen Anpassung überhaupt in Abrede gestellt.

2) Es empfiehlt sich, die gröberen Plättchen („laminae") der Spongiosa nicht als Lamellen zu bezeichnen, da dieser Ausdruck für die mikroskopisch wahrnehmbaren Knochenlamellen vergeben ist.

3) Über die Ergebnisse meiner Untersuchungen habe ich bereits kurz auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Rostock berichtet. Siehe Anat. Anz. 29. Bd. Erg. S. 205.

dende Trajectorien bestimmt sind. Diese Voraussetzungen kann man, auch wenn sie unbewiesen sind, versuchsweise dort machen, wo eine regelmässig gebaute Spongiosa den Eindruck hervorruft, sie sei aus Druck- und Zugbälkchen oder aus Plättchen zusammengesetzt, die in einer ihrer Oberfläche parallelen Richtung Druck bezw. Zug übertragen.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Bälkchen. In diesen wird offenbar die eine Schar der Trajectorien durch (unendlich viele) Linien dargestellt, die der Bälkchenachse parallel laufen. Es sind die miteinander verbundenen längsten Achsen der Spannungsellipsoide (vgl. Anat. Anz. 23. Bd. S. 480 und S. 297 ff.) Die beiden anderen Scharen von Trajectorien verlaufen radiär bezw. circulär. Für die Plättchen der Spongiosa folgt aus der gemachten Annahme, dass in ihnen die Trajectorien der einen Art stets parallel zur Oberfläche ziehen und dort, wo sich zwei Plättchen kreuzen, in der Schnittrichtung liegen. Zwischen zwei Kreuzungsstellen nehmen sie einen mittleren Verlauf an, der dort eine Ablenkung erfährt, wo die Plättchen durchbrochen sind (Communicationsöffnungen zwischen benachbarten Spongiosaräumen sind sehr häufig). Es genügt hier zu sagen, dass in der Umgebung solcher Durchbruchsstellen Biegungsphänomene auftreten, und dass in deren Gefolge die Trajectorien tangential und senkrecht zu den Rändern der Öffnungen verlaufen.

Von dem ersten meiner Objekte, der Kniegelenksankylose A (s. meine citierte Arbeit) kamen vor allem Zug- und Druckbälkchen aus dem Femur sowie Druckbälkchen aus dem hinteren Teil der Tibia zur Untersuchung. Manche der hiervon angefertigten Präparate waren nicht sehr übersichtlich, weil die Knochensubstanz von Bohrkanälen durchsetzt war[1]). Immerhin liessen meistens

1) Über diese eigenartigen Bildungen habe ich an anderer Stelle berichtet. Vergl. H. Triepel, Bohrkanäle in recenten menschlichen Knochen. Anat. Anz. 29. Bd. S. 161 ff.

die Randpartien der Bälkchen Befunde erheben, die das anderwärts Gesehene bestätigen.

Von der Kniegelenksankylose B waren zur Untersuchung geeignet: Zug- und Druckbälkchen der Patella, Nischenplättchen des Femur, Stäbchen und die vorn, hinter der Compacta liegende dichte Spongiosa des Zwischenraumes, die eine Fortsetzung der hinteren Femurwand darstellenden Bälkchen und Plättchen der Tibia. Alle vertical gerichteten Spongiosaelemente von Femur und Tibia haben einen in verticaler Richtung wirkenden primären Druck zu übertragen. Es giebt nämlich bei sehr stumpfwinkeligen Ankylosen wie der vorliegenden, wenn sie in typischer Weise auf Knickung beansprucht werden, keine Zugseite, denn die neutrale Zone liegt ausserhalb des Objektes.

Bei dem Ergebnis der Kniegelenksresection waren nur vertical stehende Plättchen zu berücksichtigen, die teils neugebildet, teils aus älteren Teilen der beiden verwachsenen Röhrenknochen hervorgegangen sind. Auch sie nehmen als primäre Kraft einen Druck auf.

Bei dem Skelet des Pes equinus kamen Spongiosaelemente verschiedener Knochen in Frage. Es wurden von der Tibia frontal gestellte Plättchen untersucht, die eine Fortsetzung der hinteren Diaphysencompacta bildeten, von dem Talus, in dem Züge nach Art der Zug- und Drucktrajectorien verliefen, Bälkchen bezw. Plättchen der beiden Systeme, von dem Calcaneus frontale in der Fortsetzung der hinteren Tibiawand liegende Plättchen, sowie die Bestandteile der beiden im Processus anterior liegenden Systeme, vom Cuboid Zugbälkchen des concentrischen Systemes, vom ersten Cuneiforme frontale (jedenfalls einen primären Druck übertragende) Plättchen.

In der Wahl der Methoden war ich selbstverständlich beschränkt, da mir die macerierten Knochen vorlagen. Die Bearbeitung nachträglich entkalkter Stücke lieferte mir keine guten Resultate, durchaus befriedigende erhielt ich dagegen mit de-

Anfertigung von Schliffen. Ich schmolz die Objekte nach der alten Krukenbergschen Vorschrift[1]) ein, schliff sie auf dem Objektträger mit Schmirgelpapier verschiedener Feinheit und polierte mit Papier oder Fensterleder. Auf diese Weise fertigte ich Längs- bezw. Flachschliffe der Bälkchen und Plättchen und ferner, soweit es das knapp bemessene Material erlaubte, Querschliffe kleinerer Spongiosabezirke an. Die Präparate wurden im gewöhnlichen und im polarisierten Licht untersucht.

Nur in seltenen Fällen gelingt es bei der Untersuchung von Knochenschliffen, die Fibrillen auf längere Strecken zu verfolgen. Hierzu ist Vorbedingung, dass sie der Schliffebene absolut genau parallel verlaufen. Treten sie dagegen nur im geringsten aus dieser Ebene heraus, so imponieren sie nur mehr als kurze feine Striche. Aus der Art und Feinheit der Grundsubstanzzeichnung (Strichelung bezw. Punktierung) kann man zwar Schlüsse auf die Verlaufsweise der Fibrillen ziehen, aber nur recht ungenaue.

Sehr wertvolle Aufschlüsse erhält man, wenn man die Orientierung der Knochenhöhlen gehörig berücksichtigt, da deren längste Achsen der Richtung der unmittelbar benachbarten Fibrillen parallel sind[2]).

Durch die Untersuchung im polarisierten Licht lassen sich vertical (parallel der Microscopachse) verlaufende Fibrillen von horizontalen unterscheiden. Es lässt sich ferner durch sie bestimmen, welche Richtung die Projektion der schrägen Fibrillen

---

[1]) Krukenberg, A., Über eine sehr vorteilhafte Methode der Zubereitung von Zahn- und Knochendurchschnitten für die microscopische Beobachtung. Archiv f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medizin. Jahrg. 1849. S. 420 ff.

[2]) Vgl. v. Ebner, V., Untersuchungen über das Verhalten des Knochengewebes im polarisierten Lichte. Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wissensch., math.-nat. Kl. 70. Bd. 3. Abt. (Jahrg. 1874.) 1875. S. 122. — Derselbe. Über den feineren Bau der Knochensubstanz. Ebenda. 72. Bd. 3. Abt. (Jahrg. 1875.) 1876. S. 52.

auf die Objektebene besitzt, oder, was dasselbe besagt, wie diejenige auf der Objektebene senkrecht stehende Ebene gelegen ist, in der die Fibrillen verlaufen. Über ihre Neigung zur Horizontalebene erhält man dagegen keinen bestimmten Aufschluss, sofern man nicht mit einer Vorrichtung arbeitet, die eine Drehung des Objektes um horizontale Achsen gestattet. Aber auch ohne eine solche Vorrichtung kann man oft aus der beobachteten Helligkeit und aus dem Unterschied der Interferenzfarben benachbarter Stellen Schlüsse auf die Fibrillenneigung ziehen.

Von einer Aufzählung und ausführlichen Schilderung sämtlicher von mir angefertigten Präparate glaube ich absehen zu können. Da die erhobenen Befunde überall im Princip die gleichen sind, genügt es, wenn ich einige charakteristische Beispiele herausgreife. Diese sollen der Übersichtlichkeit halber in einzelne Gruppen eingeteilt werden.

Zugbälkchen.

a) Kniegelenksankylose B. Zugbälkchen aus einem gebogenen Gitter der Patella (Triepel, l. c., S. 239 ff.). (Längsschliff. Nr. 27 meiner Präparate). Tafel 3/4, Fig. 1.

Der Schliff lässt drei verschiedene Abschnitte erkennen, einen mittleren und zwei äussere, die hinsichtlich der feineren Details mehrere Unterschiede aufweisen. Die beiden äusseren Abschnitte sind nicht gleich bereit, etwa dieselbe Breite wie dem schmäleren von ihnen kommt dem mittleren Teile zu. (In Fig. 1 auf Taf. 3/4 ist nur ein Teil des mittleren und des breiteren Randabschnittes dargestellt).

Die Knochenhöhlen sind in den Randzonen so orientiert, dass von den beiden Achsen der zur Beobachtung kommenden ellipsenähnlichen, optischen Durchschnitte die längere der Bälkchenachse parallel ist. In der mittleren Partie weichen die

längsten Durchmesser der Höhlen um ganz wenig (kaum 10°) von der angegebenen Richtung ab. Die Durchmesser selbst weisen bemerkenswerte Abweichungen voneinander auf. Ich fand beispielsweise folgende Grössen: in den Randzonen 32,0 zu 3,2 μ; 25,6 zu 6,4 μ; 19,2 zu 4,2 μ; 19,8 zu 3,8 μ: in der Mitte 19,2 zu 9,6 μ; 16,0 zu 9,0 μ. Im allgemeinen liegen die kürzeren und breiteren Höhlen in der Mitte, die längeren und schmäleren in den Randpartien. Die Anordnung verschieden langer Höhlen in den einzelnen Abschnitten ist aber, wie es scheint, regellos. Es ist nun nicht wahrscheinlich, dass überall die optischen Durchschnitte der Höhlen ihren grössten wirklichen Schnitten entsprechen, und man darf annehmen, dass bei den (scheinbar) kürzeren Höhlen deren grösste Achsen mehr aus der Schliffebene heraustreten als die grössten Achsen der (scheinbar) längeren Höhlen. Das mag vielfach richtig sein, und dann würde auch zu folgern sein, dass die den kürzeren Höhlen unmittelbar benachbarten Fibrillen mehr aus der Schliffebene heraustreten, als die den längeren Höhlen benachbarten (vgl. oben S. 53). Jedoch wird man daran denken müssen, dass die Knochenhöhlen selbst bei ein und demselben Objekte Unterschiede ihrer wahren Grösse aufweisen können, so dass man zur Ermittelung des Fibrillenverlaufes noch andere Beobachtungen heranziehen muss.

Der Grund des Präparates weist eine äusserst feine der Bälkchenachse parallele Strichelung auf. Die Fibrillen erscheinen als höchst dünne Fädchen, die man aber nur schwer über eine ganz kurze Strecke hinaus verfolgen kann. Die Deutlichkeit der Zeichnung ist nicht an allen Stellen des Präparates gleich. Ganz besonders in die Augen fällt die Strichelung in den Randpartien, weniger drängt sie sich in der Mitte des Präparates auf. Diese erscheint zugleich ein wenig dunkler. (In der Zeichnung, Fig. 1, konnten diese Verhältnisse nur unvollkommen wiedergegeben werden).

Die beschriebenen Zonen des Schliffes sind durch schmale helle Linien voneinander getrennt, deren Hauptrichtung die longitudinale ist. Es handelt sich um Kittlinien (Grenzlinien), den sichtbaren Ausdruck von Resorptions- und Appositionsvorgängen, die an den betreffenden Stellen stattgefunden haben. Die Kittlinien sind oft nicht mit gleich bleibender Deutlichkeit durch das ganze Präparat zu verfolgen (s. Fig. 1). Sie finden sich nicht nur zwischen den drei Abschnitten, sondern auch in diesen selbst, so dass also zu wiederholten Malen ein Umbau der Knochensubstanz Platz gegriffen haben muss. Häufig sieht man neben den Kittlinien Knochenhöhlen, wie sie v. Ebner[1]) beschrieben hat, mit eigentümlich umgebogenen, in sich selbst zurücklaufenden Fortsätzen. (Vgl. Fig. 4 auf Taf. 3/4, die einem anderen Präparat entnommen ist).

Am äussersten Rande des Schliffes liegt beiderseits eine sehr helle ca. 4 μ breite Schicht, die keine deutliche Strichelung des Grundes zeigt, und in die Knochenröhrchen nicht eindringen[2]).

Die Untersuchung im polarisierten Lichte ergiebt das folgende: Bei gekreuzten Nicols erscheint der Schliff in den Randzonen in der grössten Helligkeit, wenn die Bälkchenachse mit den Hauptebenen der Nicols Winkel von 45° bilden. (Denselben Winkel bilden dann mit ihnen auch die längsten Achsen der Knochenhöhlen).

Um auch der Mitte des Präparates die grösste Helligkeit zu geben, ist noch eine Drehung des Objekttisches um wenige Grade nötig. Interferenzfarben sind schon ohne Anwendung des Gipsplättchens sehr deutlich. Der rechte Rand erscheint indigo, der linke Rand und die Mitte braungelb. Bei parallelen Nicols wird jener hellgelb, diese werden hellblau.

---

1) von Ebner, V. l. c. (1876.) S. 90.

2) Dieselbe Randschicht ist bei allen Präparaten zu sehen, die der Kniegelenksankylose B entnommen wurden. Sie ist schwach doppeltbrechend und scheint in Beziehung zur Knochenneubildung zu stehen. Ich werde sie jedoch an dieser Stelle nicht näher beschreiben.

Fig. 1.



Fig. 3.

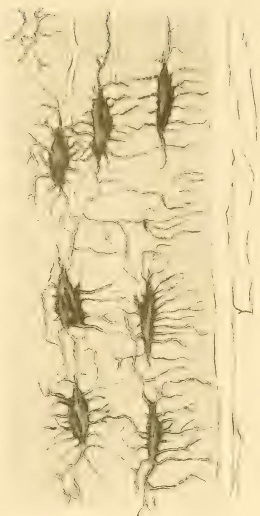


Fig. 2



Plessner del.

Fig. 4.



Fig. 5.

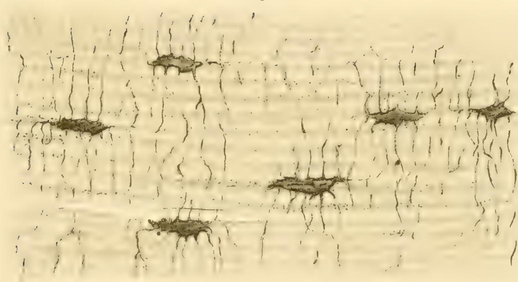
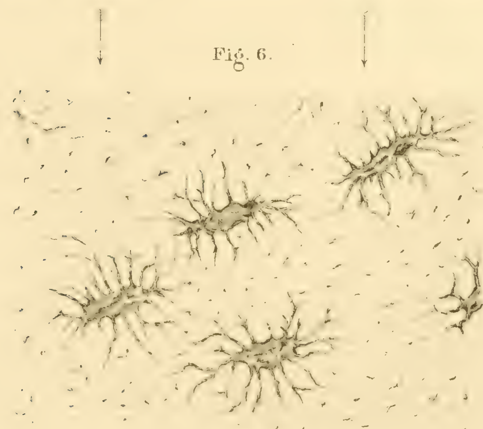


Fig. 6.



Plessner del.

Über dem Gipsplättchen Rot I. O. erhält man, wenn man die Bälkchenachse in den Hauptschnitt des Gipsplättchens bringt, Additionsfarben, und zwar bei gekreuzten Nicols in der rechten Randschicht violett III. O., daneben goldgelb II. O., bei parallelen Nicols hellgelbgrün III. O. bezw. himmelblau II. O. Dreht man das Bälkchen um 90°, so treten Subtraktionsfarben auf, nämlich bei gekreuzten Nicols rechts dunkellavendelgrau, links und in der Mitte helllavendelgrau, bei parallelen Nicols bräunlichweiss bezw. hellbraun. Innerhalb der einzelnen Zonen treten noch strich- oder fleckenweise einzelne Farbnuancen auf, Annäherungen an Töne, die in der Interferenzfarbenskala den angegebenen benachbart sind.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass in der rechten Randzone die Fibrillen annähernd longitudinal verlaufen, doch sind nicht sämtliche Fibrillen einander genau parallel gerichtet. In der Mitte des Bälkchens und in der linken Randzone treten die Fibrillen aus der Schliffebene heraus, sie sind zur Bälkchenachse geneigt. In der Mitte ist auch die Projektion der Fibrillen auf die Schliffebene nicht genau der Bälkchenachse parallel. Die Fibrillen der linken Randzone würden, wenn sie in ihrem weiteren Verlauf das ganze Bälkchen schraubig umfassen, ihre Richtung verändern.

b) Pes equinus. 2. Scheibe. Zugbälkchen aus dem koncentrischen System im Proc. ant. des Calcaneus (Triepel, l. c. S. 257). Längsschliff. (Nr. 18 meiner Präparate).

Die Knochenhöhlen sind meistens so orientiert, dass die längsten der in der Schliffebene zu beobachtenden Durchmesser der Bälkchenachse parallel sind, die kleinsten zu dieser senkrecht stehen. Nur in der Mitte des Bälkchens liegen einige desorientierte Höhlen, deren längste Durchmesser mit der Bälkchenachse Winkel von ca. 25° bilden. Ich fand für die Durchmesser beispielsweise folgende Masse: 28,2 und 3,2 μ; 25,6 und

3,2 μ; 22,4 und 5,2 μ; 28,8 und 6,4 μ; 19,2 und 9,6 μ; 16,0 und 9,6 μ. Die (ziemlich breiten) Höhlen mit den verhältnismässig kurzen Längsdurchmessern gehören dem mittleren Teile des Bälkchens an. Auch hier ist davor zu warnen, voreilig aus der beobachteten Länge der Höhlen auf die Neigung der Fibrillen zur Schliffebene zu schliessen.

Der Grund der Präparate zeigt wiederum eine äusserst feine Strichelung. Die zarten Striche, die sich im allgemeinen nicht auf längere Strecken verfolgen lassen, treten ganz besonders deutlich in dem mittleren Teile hervor. Der Schliff ist wie bei a) von mehreren im wesentlichen longitudinal laufenden Kittlinien durchzogen. Auch von Ebnersche Knochenhöhlen sind vorhanden.

Im polarisierten Licht wird bei gekreuzten Nicols die grösste Helligkeit erzielt, wenn die längsten Durchmesser der Knochenhöhlen (die der Bälkchenachse meist parallel sind) unter einem Azimut von 45^{0}, gerechnet von einem der Hauptschnitte der Nicols, orientiert sind. Nur bei einzelnen Streifen der Mitte erhält man bei etwas abweichenden Stellungen des Objekttisches die grösste Helligkeit. Über der Gipsplatte Rot I. O. sieht man Additionsfarben, wenn die Bälkchenachse in den Hauptschnitt des Gipses fällt, nämlich bei gekreuzten Nicols indigo (am Rande) bis himmelblau (in der Mitte), bei parallelen Nicols hellgelb (am Rande) bis goldgelb (in der Mitte), entsprechende Subtraktionsfarben bei Drehung des Präparates um 90^{0}.

Bei diesem Bälkchen verlaufen die am Rande liegenden Fibrillen in (steilen) Schraubenwindungen. In der Mitte sind sie noch etwas weniger gegen die Schliffebene geneigt, und die Projektion einiger Fibrillenbündel auf die Schliffebene weicht um ca. 25^{0} von der Bälkchenachse ab.

An dem einen Ende des Bälkchens befestigt sich seitlich ein anderes durch Vermittelung eines kleinen durchlöcherten Plättchens. Das Loch, eine Kommunikation zwischen benach-

barten Spongiosamaschen, ist von deutlich geschichteter Knochensubstanz umrandet, die einen feinstreifigen Grund und Knochenhöhlen zeigen, deren längste Durchmesser dem Rande des Loches parallel sind. Zwischen gekreuzten Nicolschen Prismen sieht man hier über dem Gipsplättchen Rot I. O. ein Kreuz in der Farbe des Gipsplättchens und zwischen den Schenkeln des Kreuzes vier Quadranten, die abwechselnd indigblau und orange gefärbt sind (Taf. 3/4, Fig. 2). Die blaue Färbung findet sich dort, wo die längsten Durchmesser der Knochenhöhlen dem Hauptschnitt des Gipses parallel sind, die orange Färbung dort, wo sie dazu senkrecht stehen. Das Kreuz ist nicht ganz regelmässig, weil das Loch nicht kreisrund ist. Zwischen parallelen Nicols schlagen die Farben in hellgelb bezw. sehr helles Blau um.

Die Öffnung wird, wie sich hieraus ergibt, von circulär angeordneten Fibrillen umkreist, wobei aber die Möglichkeit offen zu lassen ist, dass die Fibrillen sich aus der Schliffebene erheben, d. h. in flachen Schraubenwindungen ansteigen.

c) Kniegelenksankylose A. Zugbälkchen aus dem Femur (Triepel l. c. S. 227). Längsschliff (Nr. 39 meiner Präparate).

Der Knochen ist von einer sehr grossen Anzahl von Bohrkanälen durchsetzt [1]), wodurch manche Einzelheiten der Struktur verwischt sind. Stellen, die von den Gängen freigelassen sind, lassen erkennen, dass die Knochenhöhlen meistens, immer am Rande des Bälkchens, mit den längsten der sichtbaren Durchmesser der Bälkchenachse parallel orientiert sind. Der Grund ist in der Nachbarschaft dieser Höhlen, wenn auch nicht sehr deutlich, fein längsgestrichelt. An einer der Bälkchenmitte angehörenden Stelle liegen einige wenige Knochenhöhlen, deren längster Durchmesser fast quergestellt ist, bei zweien von ihnen fand ich als Ausmass 16,0 zu 7,2 μ bezw. 17,6 zu 9,6 μ. Hier

1) S. oben S. 51 Anm.

erscheint der Grund fein punktiert, zwischen gekreuzten Nicols ist er stets dunkel, gleichviel in welchen Azimut man die Bälkchenachse bringt. Die anderen Stellen des Präparates, bei denen die Untersuchung nicht durch die Anwesenheit der Bohrgänge vereitelt wird, zeigen die grösste Helligkeit, wenn die Bälkchenachse mit den Hauptschnitten der Nicols Winkel von 45° bildet. Die Interferenzfarben wechseln. Einmal finde ich nebeneinander, durch eine gerade longitudinale Grenzlinie getrennt, bei gekreuzten Nicols über der Gipsplatte Rot I. O., deren Hauptschnitt der Bälkchenachse parallel ist, himmelblau I. O. und gelbgrün II. O., bei parallelen Nicols goldgelb und violett. Die Fibrillen verlaufen an den meisten Stellen des Bälkchens longitudinal, teilweise jedoch treten sie aus der Schliffebene heraus. An jener Stelle, die soeben als fein punktiert bezeichnet wurde, stehen sie senkrecht oder fast senkrecht zur Schliffebene.

Druckbälkchen.

d) Kniegelenksankylose B. 3. Scheibe. Verticales Stäbchen aus dem Zwischenraum zwischen Femur und Tibia. (Triepel, l. c., S. 236; vgl. auch oben S. 52). Längsschliff. Taf. 3/4, Fig. 3 u. Fig. 4. (Nr. 26 meiner Präparate).

Sämtliche Knochenhöhlen sind mit ihrem grössten Durchmesser parallel der Bälkchenachse orientiert. Ich habe Länge und Breite mehrerer Höhlen festgestellt und fand als Masse: 19,2 zu 4,5 μ; 19,2 zu 5,1 μ; 19,2 zu 6,4 μ, 20,0 zu 4,8 μ. Der Grund ist fein längsgestreift, was in der Zeichnung (Fig. 3 auf Taf. 3/4) etwas schematisiert wiedergegeben werden musste.

Kittlinien sind wie in den Zugbälkchen vorhanden. Ihre Anwesenheit ist an diesem Präparate besonders bemerkenswert, weil bei der Kniegelenksankylose B die Spongiosaelemente des Zwischen-

raumes zwischen Femur und Tibia während des Krankheits- bezw. Heilungsprozesses nicht umgebildet, sondern vollkommen neugebildet wurden. Die Winkelstellung der Extremität hat in dem beschriebenen Falle vielleicht 18 Jahre bestanden (Triepel, l. c. S. 228 f.), und in dieser Zeit hat bei der ca. 50 jährigen Trägerin ausser dem Neubau von Spongiosaelementen auch noch ein Umbau an ihnen stattgefunden. Neben den Kittlinien sieht man von Ebnersche Knochenhöhlen. In Fig. 4 auf Taf. 3/4 ist eine solche dargestellt, die sehr gut zeigt, wie die auf der Seite der Kittlinie umgebogenen Ausläufer in sich zurücklaufen. Bisweilen hat es den Anschein, als ob die umgebogenen Enden der Röhrchen an deren Anfangsstücken vorbeizögen, meistens jedoch will es mir bei sorgfältiger Prüfung scheinen — hier und auch bei anderen Präparaten — dass eine wahre Durchkreuzung der Röhrchen besteht.

Der Rand des Bälkchens (s. Fig. 3) zeigt wiederum jene eigentümliche helle Schicht, die sich bei allen Präparaten der Kniegelenksankylose B findet (s. oben S. 56 Anm. 2).

Bei der Untersuchung im polarisierten Licht erscheint der Schliff in grösster Helligkeit, wenn die Bälkchenachse mit den Hauptschnitten der Nicols Winkel von 45° bildet. Er zeigt ferner durch seine ganze Breite hindurch ungefähr dieselbe Farbe. Immerhin kann man über dem Gipsplättchen Rot I. O. zwischen gekreuzten Nicols zwei durch eine längslaufende Linie getrennte Nuancen von Blau unterscheiden, wenn die Bälkchenachse mit dem Hauptschnitte des Gipsplättchens zusammenfällt. Bei parallelen Nicols entsprechen diesen Tönen verschiedene Nuancen von Hellgelb, bei Subtractionslage solche von gelb bezw. hellblau.

Es ergiebt sich, dass im grossen und ganzen in dem beschriebenen Druckbälkchen die Fibrillen parallel der Längsachse verlaufen. Doch treten sie mindestens an einzelnen Stellen aus der Schliffebene heraus, sicher ist es dort der Fall, wo der Schliff

zwischen gekreuzten Nicols in der Additionslage die dunkleren Nuancen von Blau zeigt.

e) Kniegelenks-Ankylose B. 3. Scheibe. Druckbälkchen aus einem schräggestellten Gitter der Tibia, vor der Fortsetzung der hinteren Femurwand liegend (Triepel, l. c., S. 236.). Längsschliff. (Nr. 30 meiner Präparate).

Man kann drei verschiedene Abschnitte an dem Schliff unterscheiden. In dem mittleren Teil sind die Knochenhöhlen ziemlich gut von der Fläche zu sehen, und in ihrer Umgebung finden sich zahlreiche quergeschnittene Knochenröhrchen. Dagegen bekommt man in den seitlichen Abschnitten Kantenansichten der Höhlen. Ich mass dort beispielsweise 19,2 zu 6,4 μ, hier 22,4 zu 3,2 μ; 25,6 zu 4,2 μ. Überall aber sind die längsten sichtbaren Durchmesser der Bälkchenachse parallel. (Ganz geringe Abweichungen wurden in der Mitte gesehen.)

Bei der Untersuchung im polarisierten Licht zeigt das Präparat zwischen gekreuzten Nicols die grösste Helligkeit, wenn seine Achse mit den Hauptschnitten des Polarisators und Analysators Winkel von 45^0 bildet. Der Schliff lässt schon ohne die Anwendung des Gipsplättchens characteristische Interferenzfarben erkennen. Die Mitte ist zwischen gekreuzten Nicols himmelblau II. O., zwischen parallelen goldgelb. Die eine Randschicht ist zwischen gekreuzten Nicols sehr blass blaugrün II. O., zwischen parallelen rot. In der anderen seitlichen Abteilung des Schliffes liegen mehrere (fünf) Schichten, die zwischen gekreuzten Nicols braungelb I. O. und violett II. O. zeigen, zwischen parallelen Nicols hellblau und hellgelbgrün. Die Schichten sind ca. 6 μ (die braungelb-hellblauen) bezw. ca. 15 μ breit.

Von den Höhlen, deren Masse ich oben angab, liegt die 22,4 μ lange in einer der zwischen gekreuzten Nicols braungelb erscheinenden Schichten, die 25,6 μ lange in einer violetten Schicht. Die anderen in den Längenmassen variierenden Höhlen

liegen vielfach gerade an den Grenzen zweier benachbarter Schichten, so dass es schwer zu sagen ist, zu welcher von ihnen sie zu rechnen sind.

Zu der äussersten Randschicht vergl. S. 56 Anm. 2.

Von den gemachten Angaben erscheinen besonders diejenigen bemerkenswert, die sich auf die Schichtenbildung in dem einen seitlichen Abschnitt des Schliffes beziehen. Aus ihnen geht hervor, dass hier die Fibrillenzüge unter verschiedenen, aber in jeder zweiten Schicht wiederkehrenden Winkeln die Bälkchenachse kreuzen. Sie umwinden das Bälkchen schraubenförmig, aber nicht vollständig, (wenn sie nicht etwa teilweise ihre Richtung ändern sollten). Vielmehr treten sie jedenfalls auf andere benachbarte Spongiosateile über. In der Mitte des Bälkchens liegen Fibrillen, die mit der durch die Bälkchenachse gelegten Vertikalebene sehr spitze Winkel bilden.

f) Kniegelenksankylose A. Mediales Teilstück. Druckbälkchen aus dem hinteren oberen Abschnitt der Tibia. (Triepel, l. c., S. 226 f.). Längsschliff. (Nr. 40 meiner Präparate).

Die Bohrkanäle, die das Präparat durchziehen, (vgl. o. S. 51) hindern nicht, die wesentlichen Struktureigentümlichkeiten zu erkennen.

Die Knochenhöhlen sind überall mit ihrem längsten Durchmesser der Bälkchenachse parallel angeordnet. In der Mitte erscheinen sie breiter als in den seitlichen Abschnitten. Ich mass in der Nähe des einen Randes Längen von beispielsweise 19,2 μ, 28,8 μ, 14,4 μ, ohne dass ich bestimmt nachweisen konnte, ob sie verschiedenartigen der sogleich zu erwähnenden Schichten angehören.

Man sieht nämlich im polarisierten Lichte, wie an der betreffenden Stelle mehrere ca. 4 μ breite Streifen aufeinanderfolgen, die zwischen gekreuzten Nicols abwechselnd indigo und

hellhimmelblau, zwischen parallelen Nicols abwechselnd hellgelb und orange gefärbt sind.

Es ergibt sich, dass auch dieses Bälkchen wie das vorige von mehreren Systemen verschieden steil ansteigender Fibrillenzüge schraubig umwunden wird. Dabei laufen diese nicht vollständig um das Bälkchen herum, sie verlassen es, um vermutlich anderwärts ihren Lauf fortzusetzen.

Ein Vergleich zwischen Zug- und Druckbälkchen zeigt, dass bei beiden der feinere Bau im Prinzip der gleiche ist. Hier wie dort finden wir, dass in den äusseren Teilen Fibrillenzüge schräg zur Bälkchenachse ansteigen und diese (unvollkommen) umwinden. Oft liegen mehrere Schichten von Fibrillen nebeneinander, die mit der Achse verschiedene Winkel bilden.

Die in der Mitte liegenden Fibrillen können wiederum eine andere Richtung besitzen, ja sie können senkrecht zur Schliffebene stehen. Während von den peripherischen Fibrillen wenigstens die Projektion auf die Schliffebene der Bälkchenachse parallel ist, so braucht das bei den mittleren durchaus nicht der Fall zu sein. Der Befund erklärt sich sehr einfach dadurch, dass die Bälkchenmitte älteren Teilen der Spongiosa entspricht, die an den Stellen der Kittlinien abgebaut und durch neue Schichten ergänzt worden sind. Wichtig ist vor allem die Thatsache, dass auch die äusseren Fibrillen meist schräg zur Bälkchenachse verlaufen, und dass häufig ihre Richtung in Nachbarschichten wechselt, von denen ihrer Lage im ganzen zufolge angenommen werden muss, dass sie zu Zeiten gleicher mechanischer Beanspruchung des Knochens entstanden sind.

Es ist besonders zu betonen, dass in den Bälkchen die Fibrillen (in Bezug auf die gröbere Beanspruchung des Knochens) nicht trajectoriell angeordnet sind, also nicht (durchweg) longitudinal oder radiär oder circulär.

Kreuzungsstellen von Zug- und Druckbälkchen.

Besonders beachtenswert sind diejenigen Stellen, an denen sich Zug- und Druckbälkchen kreuzen bezw. voneinander abzweigen. Auch hier muss man äussere Teile und einen mittleren Kern unterscheiden. Vorwiegend interessieren uns die äusseren Teile, da sie offenbar jünger sind als der Kern, der im allgemeinen einen Rest von alter, bei der Knochentransformation erhaltener Substanz repräsentiert. Unter äusseren Teilen sind jene Massen verstanden, die sich in den Winkel zwischen Zug- und Druckbälkchen einlagern und die es bewirken, dass jener Winkel, wie man schon makroskopisch erkennen kann, kein scharfer rechter ist, vielmehr eine Abrundung erfahren hat.

Hier finden sich ein bis drei Reihen von Knochenhöhlen, deren längste Durchmesser in Bögen angeordnet sind, wobei die Bögen jeweils dem Rande der ausfüllenden Knochenmasse parallel laufen. Benachbarte Knochenhöhlen können verschiedene längste Durchmesser haben. Gelegentlich sieht man eine äusserst feine Strichelung des Grundes, die ebenfalls dem Rande der Knochenpartie parallel ist.

Zierliche Bilder liefert die Untersuchung im polarisierten Licht. Zwischen gekreuzten Nicols sieht man, wie ein dunkler Streifen über den sonst hellen Rand der Bälkchenkreuzung hinwegzieht. Dreht man den Objekttisch, so schiebt sich der Streifen nach und nach über den ganzen gekrümmten Randabschnitt hinweg.

Einmal sah ich im polarisierten Lichte das Auftreten verschieden gefärbter Streifen, die dem bogenförmigen Rande parallel liefen. (Kniegelenksankylose B, Winkel an einem Druckbälkchen der Patella, — Triepel, l. c., S. 239 — Nr. 28 meiner Präparate).

Für den Verlauf der Fibrillen folgt, dass sie vom Rande eines Bälkchens zum Rande eines anderen bogenförmig hinüberziehen. Dabei können sie zwar, brauchen aber nicht sich an

die Ebene zu halten, in der beide Bälkchenachsen liegen (die Schliffebene). Sie können aus dieser Ebene heraustreten und, wenn ihnen an der Seite eines Bälkchens ein schraubenförmiger Verlauf zukam, diesen im Bälkchenwinkel fortsetzen.

Von dem „Kern" der Kreuzungsstellen liess sich von vornherein annehmen, dass hier die Anordnung der Fibrillen sehr variieren und wenig bestimmte Beziehungen zu den Hauptdimensionen der Bälkchen aufweisen würde. Dass das in der That so ist, ergiebt sich aus den wechselvollen Bildern, die ich im polarisierten Lichte erhielt, sowie ferner aus der sehr wechselvollen Anordnung, in der ich die längsten Durchmesser der Knochenhöhlen antraf. Einmal habe ich mir — als Ausnahme — bei einem Druckbälkchen notiert, dass mehrere Reihen gut in der Längsrichtung orientierter Höhlen von einem Internodium zum benachbarten durch den Kern der Kreuzungsstelle ohne Richtungsänderung hindurchzogen (bei dem Seite 62 f. unter e beschriebenen Präparate).

Wenn keine vollkommene Kreuzung vorliegt, sondern nur der auf eine Seite beschränkte Abgang eines Bälkchens von einem anderen, so besitzt, was selbstverständlich ist, die dem Abgang gegenüberliegende Stelle des Grundbälkchens durchaus die Eigenschaften einer freien Bälkchenseite.

Plättchen.

Von Plättchen geben Querschliffe die instruktivsten Bilder. Natürlich kann man nicht ein einzelnes Plättchen für sich bearbeiten, sondern man muss eine etwas umfangreichere Spongiosapartie unzerlegt einschmelzen und schleifen, um nachher die besonders geeigneten Stücke zum Studium herauszugreifen.

g) Kniegelenksankylose B. 3. Scheibe. Plättchen aus dem Zwischenraum, dicht hinter der vorderen

Compacta. (Triepel, l. c., S. 236). Schliff quer zur Druckrichtung (Nr. 49 meiner Präparate). Taf. 3/4, Fig. 5.

Das Plättchen hat nicht überall die gleiche Breite, an der schmälsten Stelle misst es 0,150 mm. Es setzt sich aus einer grossen Reihe von Lamellen zusammen, die abwechselnd ein helles gestricheltes und ein dunkleres punktiertes Aussehen haben. Solcher Lamellen finden sich an jener schmalen Stelle 48, so dass auf eine Lamelle im Mittel 3,1 μ kommen würden. Die Ränder, mit denen die Lamellen aneinander stossen, sind nicht vollkommen scharf. (Taf. 3/4, Fig. 5).

In die Lamellen sind Knochenhöhlen eingelagert, deren längste (sichtbare) Durchmesser überall dem Lamellenrande parallel sind. Der Länge der grössten Durchmesser nach scheinen die Höhlen zwei Gruppen zu bilden, ich mass: 28,8 μ; 25,6 μ; 14,4 μ; 12,8 μ; 12,8 μ; 14,4 μ.

Die wiedergegebene Abbildung zeigt eine Kittlinie, die nur ein Stück weit verfolgt werden kann. Ausserdem lässt der Schliff eine (nicht abgebildete) durchgehende geschlängelte Kittlinie erkennen, sie zerlegt das Präparat in zwei Teile, von denen der eine gleich breit bleibt, also dauernd die gleiche Anzahl von Lamellen beherbergt, während der andere sich von einer Stelle an verschmälert, an der also die Enden einer Anzahl von Lamellen liegen.

Im polarisierten Lichte sieht man bei gekreuzten Nicols schwarze und weisse Streifen nebeneinander liegen, die den punktierten und gestrichelten Streifen im gewöhnlichen Lichte entsprechen. Die dunklen Streifen bleiben unter allen Azimuten dunkel, die hellen erhalten ihre grösste Helligkeit, wenn sie mit den Hauptebenen der Nicols Winkel von 45° bilden. Absolute Schärfe der Lamellenränder, d. h. dauerndes Beibehalten des einmal eingeschlagenen geraden oder gebogenen Verlaufes, ist auch hier zu vermissen. Die Knochenhöhlen mit den bündelweise zusammengefassten Röhrchen sind gut zu sehen.

Die Anordnung der Fibrillen gestaltet sich so, dass in den benachbarten Lamellen Fibrillenzüge abwechselnd horizontal (oder fast horizontal) und senkrecht zur Schliffebene verlaufen.

h) Heilergebnis einer Kniegelenksankylose. 6. Scheibe. Vertikales Plättchen aus dem hinteren oberen Teil der Tibia. (Triepel, l. c. S. 245 f.). Schliff senkrecht zur Druckrichtung (Nr. 42 meiner Präparate).

Der Schliff wird durch helle Linien (Kittlinien), die meistens dem Rande des Präparates annähernd parallel, z. T. aber auch schräg verlaufen, in eine grössere Reihe von Feldern eingeteilt. In einzelnen Feldern sieht man schmale abwechselnd dunkle und helle Streifen (Lamellen, Querschnitte) nebeneinander liegen, deren Hauptrichtung dem Plättchenrande im allgemeinen parallel ist. Andere Felder dagegen zeigen keine Streifung, sondern einen gleichmässig feingestrichelten Grund.

Die Knochenhöhlen sind überall so orientiert, dass die längsten sichtbaren Durchmesser dem Plättchenrande parallel sind. Die Masse dieser längsten Durchmesser sind nirgends besonders gross, zeigen aber nicht unbeträchtliche Schwankungen. Ich fand z. B. 13,8 μ; 9,6 μ; 16,0 μ; 22,4 μ.

Bei der Untersuchung im polarisierten Lichte zeigt sich, dass der Schliff zwischen gekreuzten Nicols dann die grösste Helligkeit zeigt, wenn die Ränder des Plättchens mit den Hauptebenen der Nicols Winkel von 45° bilden. (Dabei ist zu beachten, dass das Plättchen ein wenig gebogen und die Lage der maximalen Helligkeit nicht für sämtliche Stellen die nämliche ist.) Von den geschilderten Feldern zeigt zwischen gekreuzten Nicols das eine abwechselnd schwarze und weisse schmale Streifen, ein anderes strohgelbe und indigofarbene Streifen. Andere Felder, die keine gestreifte Grundsubstanz besitzen, weisen auf: strohgelb, braungelb, himmelblau, was bei parallelen Nicols in dunkelblau, grünlich, goldgelb übergeht.

Aus dem Geschilderten ergiebt sich, dass in den gestreiften Feldern die Fibrillen abwechselnd senkrecht und horizontal oder auch abwechselnd unter verschiedenen Winkeln zur Horizontalen geneigt verlaufen. In den ungestreiften Feldern ist die lamellöse Textur nicht zum Ausdruck gekommen, oder es mag sich um Reste umgebauter, annähernd horizontal gelagerter Lamellen handeln. Auch hier findet sich verschiedene Neigung der Fibrillen zur Schliffebene.

i) Kniegelenksankylose B. 3. Scheibe. Nischenplättchen hinter der vorderen Femurwand. (Triepel, l. c., S. 235.) Flachschliff (Nr. 10 meiner Präparate). Taf. 3/4, Fig. 6.

Bei der geschilderten Lage der Dinge war es nicht zu erwarten, dass Flachschliffe von Knochenplättchen wesentlich neues zur Anschauung bringen würden. Ich habe aber doch, namentlich zu Anfang der Untersuchung, eine grössere Reihe von Plättchen flach geschliffen. Solche Schliffe müssen natürlich durch eine ganze Reihe von Lamellen verschiedensten Inhaltes hindurchgehen, und die gewonnenen Bilder sehr wechselvoll sein. Das ist in der Tat der Fall. Nur eines kehrt fast regelmässig wieder, die Flächenansicht der Knochenhöhlen (Taf. 3/4, Fig. 6). Neben ihnen kommen zahlreiche quergeschnittene Knochenröhrchen zu Gesicht.

Die Achsen der Knochenhöhlen zeigen im allgemeinen durchaus keine bestimmte Orientierung. Nur ab und zu sieht man eine Anzahl benachbarter Höhlen, deren grösste Durchmesser die gleiche Richtung einhalten. Ganz anders gelagerte Höhlen finden sich in der Umgebung solcher Gruppen.

Die Durchmesser der die gleiche Lage besitzenden Höhlen brauchen zu den Hauptrichtungen des Plättchens keine Beziehungen zu haben. Das ist in Fig. 6 auf Taf. 3/4 erkennbar, wo die Richtung, in der der Druck im Plättchen sich fortsetzt, durch die Pfeile angegeben ist.

Bei der Untersuchung im polarisierten Lichte sieht man zwischen gekreuzten Nicols an den Flachschliffen der Plättchen eine grössere Anzahl verschieden gestalteter schwarzer und weisser Flecke und Streifen scheinbar regellos nebeneinander liegen. Eine beliebige Stelle erhält dann die grösste Helligkeit, wenn die grössten Durchmesser der darin liegenden Knochenhöhlen mit den Hauptebenen der Nicols Winkel von 45° bilden.

Sehr oft sind Knochenplättchen von Lücken durchsetzt, durch die benachbarte Spongiosaräume in Communication stehen. Trifft der Flachschliff eine solche Lücke, so erhält man sehr zierliche Bilder von den am Rande der Durchbruchsstelle concentrisch angeordneten Knochensubstanzschichten und von den concentrisch orientierten Höhlen. Die Fibrillen verlaufen hier gleichfalls kreisförmig oder schraubenförmig ansteigend. Im polarisierten Lichte erhält man ein Polarisationskreuz und vier Quadranten, von denen über dem Gipsplättchen Rot. I. O. je zwei gegenüberliegende die gleiche Färbung zeigen. Von einem Übergang radiär gerichteter in tangential verlaufende Fibrillen (vgl. o. S. 51) ist nirgends etwas zu sehen. Ich brauche übrigens auf die Verhältnisse hier nicht näher einzugehen, da ich bereits früher (S. 58 f.) in anderem Zusammenhange eine solche Durchbruchsstelle geschildert und auch von ihr eine Abbildung gegeben habe (Taf. 3/4, Fig. 2).

Die Textur der Knochenplättchen bedarf kaum eines besonderen Commentars. Mechanische Abhängigkeit der Fibrillenrichtung von der Beanspruchung der Knochen ist sicher auszuschliessen. Man könnte allenfalls dort, wo abwechselnd Schichten von genau vertikal und solche von genau horizontal verlaufenden Fibrillen aufeinander folgen, von einer trajektoriellen Textur sprechen. Dabei müsste es aber schon befremdlich erscheinen, dass bald Zug-, bald Drucktrajektionen durch die zarten Fibrillen insubstanziiert erscheinen. Vor allem ist aber darauf hinzuweisen, dass jener besondere Fall des Fibrillenverlaufs nur ge-

gelegentlich zur Beobachtung kommt, dass andere, nämlich schräge Verlaufsweisen zweifellos häufiger sind.

Weitere Folgerungen.

Aus den gegebenen Darstellungen glaube ich zuerst den wichtigen Schluss ziehen zu müssen, dass bei der Knochentransformation die Anordnung der Fibrillen sich nicht als das Product einer functionellen Anpassung (an die gröbere mechanische Beanspruchung des Knochens) darstellt, dass sie nicht durch die gröbere Beanspruchung im Sinne Nägelis direkt bewirkt sein kann. Das wäre nach meinen Begriffen nur denkbar, wenn die Fibrillen dem Laufe von Spannungstrajectorien folgten.

Wenn irgend ein Körper von äusseren Kräften beansprucht wird, so treten in ihm sehr verschiedene Spannungen auf, von denen diejenigen besonders bevorzugt erscheinen, die die Trajectorien zusammensetzen[1]).

Alle anderen vereinigen sich paarweise zu den trajectoriellen Spannungen. Wenn ferner infolge der Anwesenheit der Spannungen aus der Substanz, in der sie auftreten, fädige Gebilde differenziert werden, so muss — etwas anderes kann ich mir nicht vorstellen — der Ort und die Richtung dieser Gebilde durch die bevorzugten trajectoriellen Spannungen gegeben sein. Dabei ist es gleichgültig, welcher Art die Grundsubstanz ist, in der sich die Differenzierungen abspielen.

Der geäusserte Gedanke hat natürlich nicht nur Geltung für die Ausrichtung der Knochenfibrillen, sondern für jede gewebliche Differenzierung, wenn sie an einem Orte stattfindet, der unter der Einwirkung äusserer Kräfte steht.

---

1) Vgl. Triepel. Über mechanische Strukturen. Anat. Anz. 23. Bd. S. 480, und Derselbe. Trajectorielle Strukturen. Anatom. Anz. 24. Bd. S. 297.

Sucht man auf Grund der gegebenen Beschreibungen von Bälkchen und Plättchen eine Vorstellung von dem der transformierten Spongiosa gemeinsamen Bauplan zu gewinnen, so kommt man zu dem Ergebnis, dass die von Plättchen und Bälkchen (unvollständig) begrenzten Maschenräume der Spongiosa von Fibrillenschichten ausgekleidet sind. Diese Schichten liegen in grösserer Anzahl übereinander, wobei in den Nachbarschichten die Fibrillenrichtung wechselt. An zahlreichen Stellen hat vor Bildung neuer Fibrillenlagen eine Zerstörung von Knochensubstanz Platz gegriffen.

In dem wichtigsten Punkte — Übereinanderlagerung von Schichten verschieden gerichteter Fibrillen, die keine constanten Beziehungen zu den Hauptrichtungen der Spongiosaelemente besitzen — stimmt mit dem Bau der transformierten der der normalen Spongiosa überein. Ich stütze mich bei diesem Vergleich vorwiegend auf die sehr eingehenden Arbeiten Gebhardts[1]). Es ergibt sich daraus, unter der vorläufig zu machenden Annahme, die Architectur der normalen Spongiosa sei trajectoriell (vgl. S. 50 f.), dass ihre Textur nicht trajectoriell ist (in Bezug auf die gröbere Beanspruchung der Knochen). Und daraus folgt mit Notwendigkeit (s. S. 71), dass auch bei der normalen Spongiosa die Fibrillenausrichtung nicht durch die (gröbere) Beanspruchung der Knochen direkt bewirkt sein kann.

Ähnliche Ansichten sind bereits früher, wenn auch in anderer Form, von Roux und Solger geäussert worden.

Roux[2]) hält sich an die Tatsache, dass in den schräg und quer zur Druckrichtung gestellten Haversschen Lamellen-

1) Gebhardt, W., Über functionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. I. Allgem. Teil. Arch. f. Entwickelungsmech. der Org. 11. Bd. 1901. S. 383 ff. 12. Bd. 1901. S. 1 ff.

2) Roux, W., Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenksankylose. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt. 1885. S. 157. Auch Ges. Abh. 1. Bd. 1895. S. 718.

systemen „die Zellen noch dieselbe Lage zu den Lamellen behalten, als in den in der Richtung des Druckes stehenden Systemen, obgleich dies jetzt sehr unzweckmässig ist", und erblickt hierin eine Grenze der Leistungsfähigkeit der Knochenbildungsprinzipien.

Solger[1]) weist darauf hin, dass in Spongiosabälkchen Teile mit verschiedener Textur d. h. verschieden gerichteten Knochenhöhlen und Fibrillen durch Kittlinien miteinander verbunden sind, und glaubt, dass darum diesen Bälkchen hinsichtlich ihres feineren Baues eine funktionelle Struktur nicht zugeschrieben werden könne.

Die Frage, ob die Fibrillenanordnung in der transformierten Spongiosa für die Leistungen des Knochens nützlich sei, lässt sich nicht kurzer Hand beantworten. Denn wir wissen nicht, ob eine bestimmte Lagerung der Fibrillen nötig ist, um der Knochensubstanz die ihr zukommenden mechanischen Eigenschaften ($E = \sim 2000$, $K_z = \sim 10{,}0$ kg, $K_d = \sim 15{,}0$ kg[2]) zu verleihen, und ob diese Eigenschaften durch Änderung der Fibrillenanordnung eine merkliche Änderung erfahren würden. Mir will es scheinen, als ob der Fibrillenanordnung für die Leistungsfähigkeit des Knochens keine wesentliche Bedeutung zukäme, und zwar vor allem deswegen, weil neben neugebildetem Knochenmaterial, dessen Textur möglicherweise nützlich sein könnte, eine grosse, ja eine grössere Menge alten Materiales erhalten ist, in der die Fibrillenanordnung von der neuen Bauweise vollständig abweicht.

Ich muss hier Gelegenheit nehmen, auf Ausführungen Gebhardts[3]) einzugehen, der die Fibrillenrichtung in den

[1]) Solger, B., Über die Architectur der Stützsubstanzen. Leipzig. 1892. S. 20 ff.

[2]) Vgl. Triepel, Einführung in die physikalische Anatomie. Wiesbaden. 1902. S. 146 ff.

[3]) Gebhardt, W., Über functionell wichtige Anordnungsweisen der feineren und gröberen Bauelemente des Wirbeltierknochens. II. Spezieller Teil.

Haversschen Systemen genau analysiert und in ihr eine äusserst nützliche Einrichtung erblickt. Seine Annahme stützt sich vorwiegend auf Versuche an Drahtmodellen, in denen schraubig gewundene Drähte die Fibrillen darstellen.

Sind mehrere verschieden steil ansteigende Drähte — entsprechend der verschiedenen Fibrillenrichtung in benachbarten Lamellen — umeinander gewunden, so schliessen sie sich bei gewissen mechanischen Beanspruchungen des Modells sehr fest zusammen. Nun sind aber in der Knochencompacta ausser geschlossenen Haversschen Systemen noch zahlreiche andere lamellöse Teile verhanden, (teilweise abgebaute Systeme, interstitielle Lamellen, innere und äussere Grundlamellen), so dass selbst für den Fall, dass in den einzelnen geschlossenen Haversschen Systemen ein nützlicher Zusammenschluss der Lamellen erfolgte, dieser Nutzen wahrscheinlich durch die Vorgänge, die sich in den anderen Teilen abspielen, wieder aufgehoben werden würde. — Aber weiterhin glaube ich, dass es gar nicht einmal statthaft ist, ein Gebhardtsches Drahtmodell mit einem Haversschen Systeme zu vergleichen. Einen Vergleich könnte man allenfalls vornehmen, wenn man der s. Z. von Koelliker verteidigten Lehre huldigt, nach der die Fibrillen selbst verkalkt sind. Gebhardt (l. c. 1901, 12. Bd. S. 15 ff.) neigt — wie mir scheint, mit der Mehrzahl der heutigen Histologen — der v. Ebnerschen Ansicht zu, nach der die unverkalkten Fibrillen in verkalkter (verknöcherter) Grundsubstanz liegen. Ich halte es aber für ganz unmöglich, die so eingebetteten äusserst zarten Fibrillen mit relativ starren von Luft umgebenen Drähten in Parallele zu stellen.

In seiner letzten Arbeit lässt Gebhardt (l. c. 1905, S. 280) die Frage nach der Verkalkung der Fibrillen offen und sagt, es sei „für die allgemeinen Eigenschaften concentrischer schraubig

1. Der Bau des Haversschen Lamellensystems und seine functionelle Bedeutung. Arch. f. Entwickelungsmech. der Org. 20. Bd. 1905. S. 187 ff.

gefaserter Röhrensysteme . . . . an sich gleichgültig, ob sie (im Sinne von Ebners) aus zugfesten Fibrillen und druckfester Grundsubstanz oder aus zug- und druckfesten Fasern allein (im Sinne von Koellikers) bestehen." Das ist aber meines Erachtens durchaus nicht gleichgültig. Ein Modell, an dem in einer gleichmässigen Grundmasse schraubig gewundene Gänge verschiedener Steilheit ausgespart wären, würde der von Ebnerschen Vorstellung entsprechen, es wäre zweifellos in mechanischer Beziehung von den Gebhardtschen Modellen grundverschieden. — Nach dem Gesagten glaube ich, dass man die Annahme von der Nützlichkeit des Fibrillenverlaufes in den Lamellen der Haversschen Systeme nicht aufrecht erhalten kann.

Wenn nun die Ausrichtung der Knochenfibrillen nicht nützich ist, so kann sie auch, wie ich wiederum gegen Gebhardt, (l. c. 1905, S. 249) hervorheben muss, nicht gezüchtet sein.

Wie in der transformierten Spongiosa, so lässt sich also auch nicht in Teilen des normalen Knochens die Nützlichkeit des Fibrillenverlaufes erweisen. Hier wie dort besitzt er wie ich glaube, eine nur untergeordnete Bedeutung

Die Ursachen der fibrillären Differenzierung der Knochensubstanz und weiterhin die Ursachen der Fibrillenausrichtung sind uns z. Z. nicht bekannt, und wir können nur Vermutungen über sie äussern. Sehr beachtenswert scheinen mir hier andere Ausführungen Gebhardts (l. c. 1905, S. 301 ff.) zu sein, der im Anschluss an ältere von v. Ebner über fädige Differenzierungen gemachte Versuche die Ansicht begründet, dass die Ausscheidung der Fibrillen und ihre Ausrichtung von der Pulsation der Knochenarterien und feineren local begrenzten Verhältnissen abhängig ist. Wichtig ist (nach Gebhardt) besonders die Unterlage, auf der die Neubildung von Fibrillen erfolgt. Das ergiebt sich aus dem häufig vorkommenden regelmässigen Wechsel der Fibrillenneigung in benachbarten Lamellen; da eine Lamelle quer zur Richtung ihrer Fasern die grösste Deformierbarkeit

besitzt, so werden die sich anlagernden Fibrillen das Bestreben haben, sich quer zu jenen auszurichten.

Man kann den (vermuteten) Vorgang auch in folgender Weise darstellen. Bei der Pulsation der Arterien entstehen in den die Gefässe beherbergenden Hohlräumen des Knochens regelmässig wiederkehrende Drucksteigerungen. Diese veranlassen das Auftreten von Spannungen in der Wand der Hohlräume. Dabei steht von den Hauptspannungsrichtungen (Trajectorien) die eine senkrecht zur Oberfläche, weil auch der Druck senkrecht auf die Oberfläche wirkt. Die beiden anderen Scharen von Trajectorien liegen tangential in der Wand, ihre Richtung ist von der Beschaffenheit der Wand abhängig, somit auch von der Richtung der bereits differenzierten Fibrillen. Es muss, wenn auch noch kein strenger Beweis dafür zu geben ist, doch zum mindesten als möglich, wenn nicht als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass die Fibrillen in Bezug auf diejenige Drucksteigerung trajectoriell verlaufen, die zur Zeit ihrer Entstehung in den die Gefässe des Knochens beherbergenden Hohlräumen eintrat. Ist das richtig, so würde hier nicht die gröbere, sondern eine feinere mechanische Beanspruchung des Knochens den Ausgangspunkt für die Construction der Trajectorien bilden[1]).

[1]) Ich kann mich nicht enthalten, die Bemerkung zu machen, dass bedauerlicherweise heutzutage die Wörter „Trajectorien“ und „trajectoriell“ in sehr unbestimmtem Sinne gebraucht werden, während sie nur dann Verwendung finden sollten, wenn eine Beziehung zu den Trajectorien der graphischen Statik vorliegt. Besonders betrübend ist es zu sehen, dass selbst Autoren, die sich eingehend mit mechanischen Fragen beschäftigt haben, gelegentlich Ungenauigkeiten des Ausdrucks sich zu Schulden kommen lassen. Für die meisten Autoren ist heute ein Spongiosazug, gleichviel wo er liegt und wie er liegt, ein „Trajectorium“! (Nicht einmal sprachlich ist das Wort gut, es müsste heissen: eine Trajectorie, von Linea trajectoria.) — Die höhere Geometrie versteht unter Trajectorien Systeme von Linien, die sich unter constantem Winkel (von beliebiger Grösse) schneiden. Ich habe niemals, wie Gebhardt anzunehmen scheint (Anat. Anz. 29. Bd. Ergh. S. 244) Trajectorien in diesem allgemeinen Sinne im Auge gehabt, sondern nur die stets orthogonalen (Spannungs-)

Man darf sich übrigens nicht verhehlen, dass der Hypothese, die Blutdrucksteigerung veranlasse die Differenzierung der Fibrillen, gewisse Schwierigkeiten entgegenstehen, so namentlich in dem Umstande, dass die Druckschwankungen in ununterbrochener Folge sich wiederholen, während die Differenzierung von Fibrillen nur in grösseren Intervallen erfolgt.

Zum Schluss habe ich noch die Frage zu erörtern, ob sich für die zwischen der Architectur und der Textur bei transformierter Spongiosa bestehende Differenz ein Grund angeben lässt.

Es erscheint auf den ersten Blick sehr eigentümlich, dass in der Fibrillenanordnung sich durchaus keine Beziehung zu der gröberen mechanischen Beanspruchung des Knochens zu erkennen giebt, während in der Architektur, wenn sie auch keine vollkommen durchgebildete trajectorielle ist, doch eine ganze Reihe trajectorieller Züge zum Vorschein kommen. Was für die transformierte, gilt übrigens auch für die normale Spongiosa des Erwachsenen.

Ich meine, wir brauchen nach dem Grund für die Erscheinung nicht allzuweit zu suchen, denn, wie mir scheint, ist diese darin begründet, dass die Entstehung der Fibrillen und die Entstehung der Architectur weder zeitlich noch ursächlich zusammenfallen. Das Primäre ist die Errichtung des gröberen Baues, bei der (in bekannter Weise) die Tätigkeit der Ostoclasten und Osteoblasten sich ablöst. Das Unbrauchbare wird zerstört, und neue zunächst noch nicht fibrillär differenzierte Grundsubstanz wird angebildet. Erst secundär entstehen die Fibrillen; vielleicht sehr bald nach dem Auftreten der Grundsubstanz, aber doch erst nach einem bestimmten Zeitintervall[1].

Trajectorien der graphischen Statik. Wie ich glaube, sind zunächst auch nur diese bei causalen Untersuchungen mit Erfolg zu verwerten.

[1]) Dass die Verkalkung (Verknöcherung) der Grundsubstanz ein tertiärer Process ist, der nach der fibrillären Differenzierung erfolgt, wissen wir aus den Arbeiten Pommers. Vgl. G. Pommer, Untersuchungen über Osteomalacie und Rhachitis. Leipzig 1885. S. 18 ff. — Die von v. Korff vertretene

Unter den architekturbildenden Ursachen spielt, wie oft genug ausgesprochen worden ist, die gröbere mechanische Beanspruchung des Knochens eine Rolle. Wie wir uns diese Rolle zu denken haben, ist in grossen Zügen schon vor längerer Zeit von Roux[1]) entwickelt worden. Es kann nun kein Zweifel sein, worauf auch Roux in seiner Darstellung Rücksicht nimmt, dass die mechanischen Kräfte an den Zellen (Ostoclasten, Osteoblasten) angreifen; leider besitzen wir durchaus keine Vorstellung von den feineren biologischen Prozessen, die sich dabei abspielen.

Die Differenzierung der Fibrillen ist, wie ich vorhin im Anschluss an Gebhardt ausführte, wahrscheinlich die Folge der Einwirkung ganz anderer Factoren, nämlich feiner, local begrenzter mechanischer Einwirkungen. Bei einer solchen Auffassung erscheint der zunächst auffallende Unterschied zwischen Architectur und Textur auch nicht mehr befremdlich.

Auffassung, die Grundsubstanz des Knochens und Dentins werde von Anfang an fibrillär angelegt (Anat. Anz. 29. Bd. Ergh. S. 132 ff.), wurde kürzlich durch v. Ebner hinsichtlich des Dentins zurückgewiesen. (Sitzungsber. d. kais. Akad. math.-nat. Cl. Bd. 115. Abt. III. S. 281 ff.)

1) Roux, W., Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. S. 114. S. 186 ff. Auch Ges. Abs. 1. Bd. 1895. S. 281 f. S. 356.

Tafel-Erklärung.

Tafel 3/4.

Fig. 1. Längsschliff durch ein Zugbälkchen (s. S. 54 ff.). Zeiss Obj. E, Oc. 2.

Fig. 2. Flachschliff durch ein durchbrochenes Plättchen im polarisierten Licht über dem Gipsplättchen. Rot. I. O. (s. S. 58 f.) Zeiss Obj. A, Oc. 2.

Fig. 3. Längsschliff durch ein Druckbälkchen (s. S. 60 ff.) Zeiss Obj. E, Oc. 2.

Fig. 4. von Ebnersche Knochenhöhle mit umgebogenen Röhrchen (s. S. 61). Zeiss Obj. E, Oc. 2.

Fig. 5. Querschliff durch ein Knochenplättchen (s. S. 66 ff.) Zeiss Obj. E, Oc. 2.

Fig. 6. Flachschliff eines Knochenplättchens (s. S. 69 f.). Zeiss Obj. E, Oc. 2.

DER

SCHÄDEL DER RITTERSTRASSE

IN

FORM VON ÄUSSEREN UND INNEREN VIELECKEN DARGESTELLT.

VON

A. RAUBER,
DORPAT.

Mit 6 Tafeln 5/10.

Der Schädel, welcher hier untersucht werden soll, zeichnet sich zwar durch den Besitz mehrerer Besonderheiten aus, deren Häufung nicht gewöhnlich ist; aber nicht ihretwegen soll er unsere Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Jeder andere Schädel würde dazu ebensogut geeignet sein. Welchem Volksstamm er angehört, ist unbekannt; keine Nachricht weist auf seine Herkunft hin; keine Beigaben sind vorhanden. Bei Erdarbeiten wurde er mit anderen aufgefunden und dem anatomischen Institut übergeben. Nicht durch einheitliches Gepräge fallen die gefundenen Schädel auf, sondern im Gegenteil durch grosse Formverschiedenheit. Dieser ist der Schädel eines erwachsenen Mannes in reiferen Jahren. Alle Nähte befinden sich in gutem Zustand. Die Zähne des Oberkiefers oder deren Alveolen sind alle vorhanden und die Alveolen unversehrt. Nur fünf Alveolen haben noch Zähne, elf dagegen sind leer, durch postmortalen Ausfall. Das rechte Oberkieferbein trägt noch zwei Prämolaren und zwei Molaren, nämlich den ersten und dritten; der Alveolus des zweiten ist leer. Das linke Oberkieferbein enthält nur noch den zweiten Prämolarzahn; alle übrigen Alveolen sind leer. Unterkiefer, andere Skeletknochen fehlen. Die Höcker aller vorhandenen Zähne sind flach abgerieben bis auf den Grund, so dass die Kauflächen der Kronen fast ebene Flächen bilden. Nur der Dens sapientiae macht eine Ausnahme; von seinen drei Höckern ist nur der stärkste, der linguale, an der Spitze abge-

rieben, nicht aber die beiden schwächeren buccalen Höcker. Die ganze Kaufläche dieses Zahnes liegt nicht ganz in der Ebene der übrigen Zähne, sondern ein wenig tiefer.

Die Besonderheiten des Schädels sind folgende:

1. ein starker Torus palatinus. Er erstreckt sich vom Foramen incisivum, dessen Form durch ihn beeinflusst wird, bis in die Nähe der Spina nasalis posterior. Vorn und hinten endigt er zugespitzt, erreicht aber bald eine Breite von 10—12, eine Höhe von 3—4 mm. Linke und rechte Hälfte des Torus sind annähernd symmetrisch. Von der oralen Fläche des Gaumenfortsatzes der Oberkieferbeine und von dem horizontalen Teil der Gaumenbeine erhebt sich der Torus nicht in allmählichem Ansteigen, sondern in steilem Bogen, so dass er wie eine Auflagerung erscheint. Seine Farbe ist etwas dunkler als das Hellbraun der Umgebung. Der ganze Schädel hat hellbraune Farbe, welche an manchen Stellen, so besonders am grössten Teil der Hinterhauptschuppe, in ein tieferes Braun übergeht.

2. ein Processus frontalis squamae temporalis sinistrae. An einer feinen Nahtspur zwischen dem Stirnbeinfortsatz der Schuppe und dem Vorderrand der Schuppe glaubt man noch bemerken zu können, dass jener Fortsatz aus der Verschmelzung eines Os epipterygium mit der Schuppe hervorgegangen ist.

3. ein Os epipterygium der rechten Schädelhälfte. Als solle hierdurch der Beweis erbracht werden, dass der Stirnbeinfortsatz der Schläfenschuppe durch Verschmelzung des Os epipterygium mit der Schläfenschuppe entstehen könne. Denn auf der rechten Schädelhälfte liegt ein selbständig gebliebenes Os epipterygium, auf der linken ein mit einer Verschmelzungsspur behafteter Stirnbeinfortsatz der Schuppe vor. Würde das Os epipterygium an seinem vorderen Rand mit dem Stirnbein verschmelzen, so würde ein Processus temporalis ossis frontis zur Anschauung kommen.

4. Der Schädel besitzt eine ansehnliche Depressio interparietalis, jene bekannte, nicht notwendig mit Greisenalter und Knochenschwund verbundene mediane Einsenkung der Scheiteloberfläche. Auf dem Querschnitt ist sie auf Tafel 2 sichtbar. Sie nimmt im vorliegenden Fall das Gebiet der Scheitelhöhe ein, beginnt 45 mm hinter dem Bregma und verstreicht allmählich, nach einer Längsentwickelung von 40 mm, 25 mm oberhalb des Lambda. Die Breite der Einsenkung beträgt 20—24 mm; ihre Tiefe ist 1—2,5 mm. Foramina parietalia fehlen. Die Sutura sagittalis ist in ganzer Ausdehnung wohlerhalten und erfährt im Bereich der Einsenkung keine Änderung ihrer Beschaffenheit.

Gewicht, Umfang, Durchmesser.

Das Gewicht des noch unversehrten, aber nur die erwähnten fünf Zähne tragenden Schädels ohne Unterkiefer = 586 g.

Nach geschehener medianer, transversaler und horizontaler Durchsägung, zugleich nach Zusammenleimung der beiden transversal geteilten Schädelhälften beträgt das Gewicht 569 g. Der Gewichtsverlust mit Zurechnung der dünnen transversalen Leimschicht beträgt hiernach 17 g. Das Sägeblatt, welches zur Verwendung kam, zieht eine Furche von nahe 1/2 mm Breite. Kapazität der Schädelhöhle = 1260 ccm.

Grösster Sagittalumfang, vom Nasion zum Opisthion,	= 354
Länge des Foramen magnum	= 34
Länge der Nasion-Basionlinie	= 94
Totaler Medianumfang des Hirnschädels . .	= 482
Grösster Horizontalumfang = 495; über die schwach ausgebildeten Arcus superciliares hinweg . .	= 500
Grösster Transversalumfang, von der äusseren Ohröffnung zum Scheitel, 70 mm hinter dem Bregma, zum äusseren Ohr der anderen Seite,	

über die Schädelbasis hinweg zum Ausgangspunkt . . . . = 440.

Grösste äussere Länge, von der Glabella bis zum äussersten Punkt des Hinterhauptbeines (15 bis 20 mm oberhalb des Inion) . . . . = 177.

Grösste äussere Breite . . . . = 139
Das Feld der grössten Aussenbreite liegt beiderseits im hinteren oberen Teil der Schläfenschuppe, 25 mm oberhalb der hinteren Wurzel des Jochfortsatzes des Schläfenbeins.

Grösste Höhe, vom Basion zu einem Punkte, 37 mm hinter dem Bregma, vom Basion aus mit dem Zirkel aufgesucht . . . . = 129.

Die Punkte grösster äusserer Länge, Breite und Höhe wurden sämtlich an der Aussenfläche des Schädels als kleine Ringe mit Tinte markiert, um später die Punkte der grössten inneren Durchmesser auf sie beziehen zu können und dadurch zu erfahren, wie weit beiderlei Punkte auf der gleichen Linie zusammenfallen oder voneinander verschieden sind.

Um nunmehr die Durchmesser der Schädelhöhle und die Eigentümlichkeiten der sie umgebenden Knochenwand kennen zu lernen, wurde der Schädel zuerst median durchsägt. Dadurch war die Höhle in zwei wesentlich symmetrische Hälften zerlegt und die Höhlenwand allseitig zugängig geworden.

1. Längenmessung der Höhle.

a) Linke Schädelhälfte.

Die grösste Innenlänge, mit dem verschiebbaren Doppelstab gemessen, beträgt 161—162 mm. Sie liegt seitlich von der Mediane. Ihr vorderes oder Stirnfeld zerfällt durch ein es durch-

setzendes niedriges Iugum cerebrale in zwei kleine Abteilungen, eine untere und eine obere, beide von rundlicher Form und 5 oder 8 mm Durchmesser. Das obere, grössere Feld ist mit seinem Mittelpunkt 39 mm vom Nasion, 32 mm vom Foramen coecum entfernt; das untere, kleinere Feld hat 27 und 18 mm Entfernung von denselben Punkten. Beide Felder liegen gegen 10 mm lateral vom Medianschnitt, 2—3 mm vor dem nächsten Punkt des Innenbogens des Medianschnittes.

Das hintere oder Occipitalfeld der grössten Innenlänge befindet sich in der Fossa occipitalis der Hinterhauptschuppe, hat rundliche Form, 5—6 mm Durchmesser und ist von der Protuberantia occipitalis interna gegen 20 mm entfernt. Es liegt 15 mm lateral von der Mediane, 2—3 mm hinter dem nächsten Punkt des Innenbogens.

Von der Fossa frontalis, d. i. der Grube der Stirnbeinschuppe, ist die Fossa cerebellaris der Hinterhauptschuppe 152 mm maximal entfernt. Das hintere Tieffeld der grössten unteren Fronto-Occipitallänge ist kreisförmig, hat 5 mm Durchmesser, liegt 14 mm lateral von der Mediane und 1—2 mm hinter dem Innenbogen des Medianschnittes.

Das entgegengesetzte Stirnfeld fällt mit dem oberen Tieffeld der oberen Fronto-Occipitallänge zusammen, setzt sich aber noch eine Strecke von 12 mm aufwärts fort, ohne an Breitenausdehnung zuzunehmen.

b) Rechte Schädelhälfte.

Grösste Innenlänge = 160 mm.

Das vordere oder Stirnfeld ist ein queres Oval von 10 zu 8 mm Durchmesser und befindet sich mit seinem Mittelpunkt 36 mm oberhalb des Nasion, 32 mm oberhalb des Typhlon, 6 mm lateral von der Mediana, 1 mm vor dem Innenbogen des Medianschnittes.

Das zugehörige Occipitalfeld liegt in der Fossa occipitalis der Squama occipitalis, ist dreiseitig mit abgerundeten Ecken, 16 mm lateral von der Mediane entfernt, 2 mm hinter dem Innenbogen des Medianschnittes gelegen.

Das Tieffeld der Fossa cerebellaris der Hinterhauptschuppe befindet sich, symmetrisch zu dem linksseitigen, im medialen oberen Winkel der Kleinhirngrube, hat rundliche Form, 5 mm Durchmesser.

Das zugehörige vordere Tieffeld greift in den oberen Teil des vorderen Tieffeldes der oberen Fronto-Occipitallänge ein und dehnt sich noch 10 mm weiter nach oben aus.

Als grösste Aussenlänge des Schädels (Glabella, Oberschuppe) haben wir oben den Betrag von 177 mm kennen gelernt. Die grösste Innenlänge dagegen hat den Wert von 160—162 mm.

2. Breitenmessung der Höhle.

a) Linke Schädelhälfte.

Die innere Breitenmessung wird ausgeführt mit dem Breiten- oder Tiefenmesser und ergiebt den Betrag von 65 mm.

Die Stelle der grössten Innenbreite gehört dem Parietale an, liegt 10 mm oberhalb der inneren Sutura squamosa und ist von dem Grunde der Incisura parietalis des Temporale 26 mm entfernt. Ihre Form ist längsoval, die Durchmesser 10 und 5 mm.

Nahezu ebenso tief, von der Medianebene aus bestimmt, liegt ein ovales Feld, welches dem benachbarten Teile der Schläfenschuppe selbst angehört und von dem vorigen durch einen Längswulst des Parietale getrennt wird. Gegen das Licht gehalten ist dieses Feld und seine vordere und hintere Umgebung durchscheinend; nicht so das dem Parietale angehörige obere Tieffeld. Die Marke der grössten Aussenbreite liegt gerade zwischen beiden Tiefstellen in der Mitte.

Im Gebiete der Fossa parietalis beträgt die grösste Tiefe, wieder von der Medianebene aus bestimmt, 56 mm.

Das Endopterion der linken Seite hat 49 mm Tieflage; das Endoasterion aber liegt 53 mm unter der Medianebene.

b) Rechte Schädelhälfte.

Grösste Innenbreite = 64 mm.

Sie liegt vor in einem rundlichen Felde von 10 mm Durchmesser, welches sich 10 mm oberhalb und hinter dem hinteren Rande der Schläfenschuppe befindet und 20 mm vom Grunde der Incisura parietalis der Schuppe entfernt ist.

Am hinteren oberen Teil der Schuppe selbst beträgt die grösste Tiefe = 62,5.

Die Marke der grössten Aussenbreite liegt 5—6 mm stirnwärts vom Mittelpunkt des oberen inneren Tieffeldes. Hierin spricht sich eine kleine Asymmetrie zur linken Schädelhälfte aus.

An der Innenfläche des Tuber parietalis, d. i. im Grunde der Fossa parietalis beträgt die innere Tiefe = 55,
am Endopterion = 52,
am Endoasterion = 52 mm.

Zählt man die grössten Tiefen beider Schädelhälften zusammen — was gestattet ist, da beide in senkrecht zur Medianebene liegender Richtung gemessen worden sind, so ergiebt sich als grösste Innenbreite der Betrag von 65 + 64 + 0,5—1 = 129,5 bis 130 mm. Der Betrag 0,5—1 bezieht sich auf die Breite des Schnittverlustes.

Als grösste Aussenbreite wurde oben der Betrag von 139 mm angegeben. Die Aussenbreite ist sowohl mit dem geknöpften Zirkel als mit dem Schiebermassstab bestimmt worden.

3. Höhenmessung der Höhle.

Die Höhe der Höhle kann sowohl am Medianschnitt des Schädels selbst als auch an der Zeichnung des Medianschnittes

mit geringerer Mühe bestimmt werden, als es bei der Innenlänge und Innenbreite der Fall ist.

Handelt es sich darum, die grösste Innenhöhe des Schädels vom Basion aus zu bestimmen, so wird der eine Arm des Zirkels auf das Basion aufgesetzt, während der andere Arm den höchst gelegenen inneren Scheitelpunkt, später aber auch den äusseren zu gewinnen sucht.

Als grösste Innenhöhe ergab sich so der Betrag von 122 mm; die grösste Aussenhöhe aber beträgt, auf die gleiche Art gemessen, 127,5 mm. Mit dem geknöpften Zirkel untersucht, hatte sich früher der Wert 129 mm als Aussenhöhe ergeben.

Bestimmt man die grösste Höhe und Länge dagegen auf Grund einer Richtungslinie, so ändern sich natürlich die Beträge je nach Wahl der Richtungslinie selbst. Es seien hier nur vier Höhenwerte aufgezählt, die sich bei verschiedenen Richtungslinien ergeben.

Ist die äussere Basallinie (Nasion-Basion) richtend, so hat die grösste äussere und innere Höhe den Wert von 125,5 und 120,5 mm;

ist dagegen die innere Basallinie (Typhlon-Basion) die richtende, so erhält man die Werte von 124 und 119 mm.

Wird die Nasion-Inionlinie als Grundlage der Messung gewählt, so ergeben sich die Werte 101 und 96.

Etwas kleiner noch fallen sie aus, wenn man die Linie Typhlon-Confluens zur Richtungslinie nehmen wollte.

4. Die grössten Durchmesser des Schädels und der Höhle.

Die grösste Aussenlänge des Schädels beträgt nach der bisherigen Messung 177 mm; die grösste Innenlänge = 160—162. Grösste Aussenbreite = 139; grösste Innenbreite = 129,5—130. Grösste Aussenhöhe = 127,5; grösste Innenhöhe = 122.

Alle diese Beträge sind solche, die ohne richtende Linie erhalten wurden.

Auf Grundlage der im folgenden zu beschreibenden Tafeln ist es leicht, auch alle jene Werte zu gewinnen, welche sich auf richtende Linien beziehen. Man kann ihrer nicht entbehren, obwohl auf sie an dieser Stelle nicht weiter eingegangen werden soll. Von jenen Maximalbeträgen ausgehend, lassen sich bereits äussere und innere Indices berechnen, so dass eine Vergleichung mit anderen, auf die gleiche Art gemessenen Schädeln ermöglicht wird. Man wende nicht ein, die drei Paare von mitgeteilten Aussen- und Innendurchmessern ständen nicht in Beziehung aufeinander, da sie nicht auf eine Richtungslinie sich gründen. Sie gehören einem und demselben Schädel an und stehen dadurch schon in genügenden inneren Beziehungen. Doch liegt es mir fern, auf jene mit der Grundlage von richtenden Linien gewonnenen Werte zu verzichten. Es wird vielmehr von besonderem Interesse sein, beiderlei Indices gelegentlich miteinander zu vergleichen.

Jetzt aber soll unsere Aufmerksamkeit der Betrachtung des medianen, transversalen und horizontalen Schädelschnittes zugewendet werden.

I. Ansicht des medianen Schädelschnittes.
(Tafel 5).

An dem Medianschnitt des Schädels lässt sich weit mehr wahrnehmen als das Wenige, was soeben über die Durchmesser der Schädelhöhle und ihrer Umwandung mitgeteilt worden ist. Man bemerkt dies sofort, wenn man Tafel 5 in das Auge fasst, in die eine Menge von innerem und äusserem Material eingetragen wurde. Schon die Schnittfläche des Medianschnittes schliesst eine Anzahl von Besonderheiten ein. Die wichtige mediane Form des Gewölbes fesselt zunächst die Aufmerksamkeit, die Bahn des Aussenbogens, des Innenbogens und deren, mit Ausnahme des nasalen und unteren occipitalen Gebietes,

annähernd concentrischer Verlauf. Ebenso treten die Eigentümlichkeiten der Schädelbasis deutlich zu Tage. Man bemerkt ferner die Zusammensetzung des Gewölbes aus mehreren Stücken und, in die Enden der Gewölbestücke eine äussere und innere Linienschar eingelegt, das äussere und innere Endvieleck. Diese beiden sind mit ausgezogenen Linien dargestellt. Sie werden gekreuzt von einem anderen, hier mit gestrichelten Linien gezeichneten Paar von Vielecken, welches zwischen den höchsten Punkten des Schädelgewölbes sich ausspannt. Eine gewisse Anzahl anderer Linien zeigt die Abstände je zweier Punkte an, mögen diese dem Aussen- und Innenbogen oder der Schädelbasis angehören, die das Gewölbe trägt.

Auch vieles andere, was die Tafel nicht enthält, hat der Medianschnitt zugängig gemacht. Denn man erkennt die normale oder pathologische Beschaffenheit der gesamten Höhlenwand und hat die Gelegenheit erhalten, die Abstände einer sehr grossen Anzahl wichtiger Punkte voneinander zu bestimmen. Wie weit sind die Foramina optica voneinander, wie weit vom Foramen coecum, wie weit vom Porus acusticus internus, vom Foramen hypoglossi entfernt, wie weit vom hinteren Rand des Foramen jugulare, vom Basion? Welches ist der gegenseitige Abstand der Foramina jugularia, Canales hypoglossi, Pori acustici interni u. s. w. Mit einem Wort, das grosse Gebiet der inneren Messung, nicht kleiner, nicht weniger bedeutungsvoll als das der äusseren, tritt uns hier vielfordernd entgegen. Ich habe schon an anderem Ort hierauf hingewiesen; es genügt daher, an dieser Stelle seine Notwendigkeit betont zu haben.

1. Ausführung des Medianschnittes.

Es scheint anfangs keinerlei Schwierigkeiten zu unterliegen, einen genauen Medianschnitt herzustellen. Denn es sind so viele Anhaltspunkte vorhanden, eine mediane Linie über die Schädeloberfläche zu ziehen, welche jene Punkte miteinander ver-

bindet, dass die Säge jener Linie nur zu folgen oder noch besser sich hart an sie zu halten braucht, um einen anscheinend vollkommenen Medianschnitt zu gewinnen. Als Anhaltspunkte und -Linien sind zu nennen: Das Nasion, eine etwaige Sutura frontalis, das Bregma, die Sutura sagittalis, das Lambda und Inion, die Crista occipitalis externa, das Tuberculum pharyngeum, das Septum nasale, die Spina nasalis posterior, die Sutura palatina mediana, das Foramen incitivum, die Spina nasalis anterior, die Sutura nasalis. Kaum jemals aber wird es gelingen, alle diese vielen Punkte und Linien in einer Medianebene aufzunehmen. Sehr bald wird man bei allen Versuchen, gute Medianschnitte zu gewinnen, an der strengen Ausführbarkeit verzweifeln. Man wird an die grundlegenden Arbeiten von Carl Hasse über die Asymmetrie des Skeletes und unter ihnen an die des Schädels nur allzu lebhaft erinnert werden und dabei schliesslich eingestehen, die Herstellung eines wahren Medianschnittes müsse meist ein frommer Wunsch bleiben.

Man könnte daran denken, allen jenen Punkten zu misstrauen und sie zu verlassen, dagegen den Versuch machen, an Stelle einer Naht- und Punktmediane eine Formmediane zu gewinnen, indem man von der Erwägung ausgeht, jene Nähte und Punkte könnten zwar teilweise asymmetrische Lage besitzen, dennoch aber eine Symmetrie der Form des Schädels neben ihnen bestehen. Aber auch dieser Versuch führt nicht zu dem gewünschten Ziel.

Es bleibt daher nichts übrig, als mit einem näherungsweisen Medianschnitt sich zufrieden zu geben und auf den strengen zu verzichten. Ja man kann soweit gelangen, mit voller Absicht einen paramedianen Schnitt herzustellen, der 1 bis 2 Millimeter seitlich von dem Medianbogen der Anhaltspunkte gelegen ist, um diese Anhaltspunkte nicht mit der Säge zu verletzen und ihre Ansicht immer vor sich zu haben.

Was die Technik des Verfahrens betrifft, so werden

künftig maschinelle Vorrichtungen, welche genaue Einstellung und Durchsägung in einer wirklichen Ebene ermöglichen, an die Stelle von Handsägen zu treten haben.

2. Das Gewölbe.

Hier wäre Gelegenheit gegeben, alle jene grossen Errungenschaften in Erwägung zu ziehen, über welche das Bauwesen auf dem Felde der Theorie und Praxis der Gewölbe gegenwärtig verfügt. Ein solches Beginnen jedoch wäre ein so grosses Unternehmen, dass nur durch umfangreiche Vorarbeiten das gewünschte Ziel erreicht werden könnte. Ich begnüge mich daher mit der Nennung einiger litterarischer Werke, welche dem Liebhaber Aufschluss zu geben vermögen. Es sind die folgenden: Scheffler, Theorie der Gewölbe, Braunschweig 1857; Schwedler, Theorie der Stützlinie, Zeitschrift für Bauwesen, Berlin 1859; Culmann, Graphische Statik, 2. Auflage, Zürich 1875; Dupuit, Traité de l'équilibre des voûtes, Paris 1872; Menzel und Franke, Der Bau der Gewölbe, 2. Aufl., Halle 1875; Ortmann, Die Statik der Gewölbe.

Wir aber wollen uns jetzt daran erinnern, dass die Form des Gewölbes zum Aufbau des menschlichen Skeletes nicht nur am Schädel Verwendung gefunden hat. Auch der Brustkorb, das Becken, Hand- und Fussskelet stellen Gewölbe dar. Ja am einzelnen Wirbel ist der neurale Bogen ein schöngeformtes Gewölbe. Der grösste Teil der Wirbelsäule der Quadrupeden ist ein langgestrecktes Gewölbe, welches von den Extremitäten getragen wird. An die Gewölbebildung im Skelet der Schildkröten muss man ferner denken. Nicht nur bei den Wirbeltieren, sondern auch bei den Wirbellosen, nicht minder im Pflanzenreich, findet das Gewölbe in ausgedehnter Weise Verwendung.

Das Schädelgewölbe nun würde ein Baukundiger von sich aus niemals in seinem Wesen verstehen können. Wir aber

werden alsbald im stande sein, ihm die erforderlichen Aufschlüsse zu geben. Zu diesem Zweck ist der schon genannte neurale Bogen des einzelnen Wirbels nochmals zu beachten; denn er zeigt uns den Weg, auf welchem die eigentümliche Gestalt des Schädelgewölbes allein verstanden werden kann. Das Schädelgewölbe ist seiner Form und Lage nach nämlich nichts anderes als das Analogon neuraler Wirbelbogen. Somit ist die Urform des Hirnschädels ein Rohr von gewisser Länge, welches infolge zunehmender Entwickelung des umschlossenen Gehirns Ausweitungen erfahren und Gewölbeform angenommen hat. Im Gefolge der Hirnentwickelung hat das Schädelrohr auch eine bedeutsame Knickung nach der ventralen Seite hin erfahren; die Gegend des Keilbeinsattels, der Winkel des Clivus mit dem Planum ethmoidale legt hiervon bleibendes Zeugnis ab. Immer aber scheint selbst beim Erwachsenen die ursprüngliche Rohrform des Hirnschädels durch alle sekundären Veränderungen leuchtend hindurch. Weil dies sich so verhält, der Hirnschädel also ein in Gewölbeform gebrachtes Rohrstück darstellt, ist der Gewinn aus dem Studium der im Bauwesen vorkommenden Gewölbe vielleicht ein etwas geringerer, als es oben in Aussicht genommen wurde. Ganz ohne Vorteil wird aber ein solches Studium niemals sein.

In welcher Weise nun das vorhandene Gewölbe als Ganzes und in seinen einzelnen Teilen untersucht werden soll, ist bereits erwähnt worden. Die Natur selbst zeigt uns an, wie vorzugehen ist, indem sie das ganze Gewölbe aus einzelnen Abteilungen entstehen liess. Somit ist der Aussenbogen und der Innenbogen des Medianschnittes einer Messung seiner Ausdehnung und seiner Krümmung zu unterwerfen.

3. Messung des Aussen- und des Innenbogens. (Taf. 5.)

a) Frontaler Teil des Aussenbogens vom Nasion zum Bregma . . . . = 118 mm

Zugehörige Sehne . . . . = 106 mm
Krümmungsindex der auf 100 berechneten Bogenlänge . . . . = 89,8 „

b) Frontaler Teil des Innenbogens, vom Typhlon[1]) zum inneren Bregma . . . . = 105 „
Zugehörige Sehne . . . . = 90 „
Krümmungsindex . . . . = 85,7 „

c) Parietaler Teil des Aussenbogens, vom Bregma zum Lambda . . . . = 121 „
Zugehörige Sehne . . . . = 110 „
Krümmungsindex . . . . = 90,9 „

d) Parietaler Teil des Innenbogens, vom Endobregma zum Endolambda . . . . = 117 „
Zugehörige Sehne . . . . = 105 „
Krümmungsindex . . . . = 89,7 „

e) Oberer occipitaler Teil des Aussenbogens, vom Lambda zum Inion . . . . = 65 „
Zugehörige Sehne . . . . = 61 „
Krümmungsindex . . . . = 93,8 „

f) Oberer occipitaler Teil des Innenbogens, vom Endolambda zum Endo-Inion oder Confluens = 58 „
Zugehörige Sehne . . . . = 53 „
Krümmungsindex . . . . = 91,4 „

g) Occipitaler Aussenbogen der Schuppe, vom Lambda zum Opisthion . . . . = 114 „
Zugehörige Sehne . . . . = 93,5 „
Krümmungsindex . . . . = 82,0 „

h) Occipitaler äusserer Totalbogen, vom Lambda zum Basion . . . . = 148 „

---

1) Wollte man an Stelle des Typhlon den vorderen Endpunkt der Lamina cribrosa, das Ethmon, et Tafel 5, einsetzen, so würden Bogen und Sehne sich um 7 und 5 mm verlängern.

Zugehörige Sehne . . . . = 111 mm
Krümmungsindex . . . . = 75 „

i) Fronto-parietaler Aussenbogen, vom Nasion über das Bregma hinweg zum Lambda . . = 239 „
Zugehörige Sehne . . . . = 170 „
Krümmungsindex . . . . = 71,1 „

k) Fronto-parieto-occipitaler Aussenbogen, vom Nasion zum Inion . . . . = 304 „
Zugehörige Sehne . . . . = 163 „
Krümmungsindex . . . . = 53,6 „

i) Fronto-parietaler Innenbogen, vom Typhlon zum Endo-Lambda . . . . = 222 „
Zugehörige Sehne . . . . = 149 „
Krümmungsindex . . . . = 67,1 „

m) Fronto-parieto-occipitaler Innenbogen, vom Typhlon zum Endo-Inion oder Confluens . = 287 „
Zugehörige Sehne . . . . = 135 „
Krümmungsindex . . . . = 47,0 „

Mit Absicht sind bei den Messungen g bis m ein oder mehrere Glieder des Gewölbes übersprungen worden, um möglichst grosse, aber von Knochenenden begrenzte Gewölbeteile in die Rechnung zu bekommen.

So beträgt also der

Krümmungsindex des Aussenbogens Nasion-Lambda = 71,1 mm
„ „ Innenbogens Typhlon-Endolambda . . . . = 67,1 „
„ „ Aussenbogens Nasion-Inion . = 53,6 „
„ „ Innenbogs. Typhlon-Confluens = 47,0 „
„ „ Aussenbgs. Lambda-Opisthion = 82,0 „
„ „ „ Lambda-Basion = 75 „

Die Krümmungsindices der Innenbogen sind immer kleiner als die der Aussenbogen, jedoch in sehr verschiedenem Grade.

So ist der Unterschied am Parietale nur klein, grösser bei den übrigen, besonders auch bei den kombinierten Gewölbeteilen. Je kleiner aber dieser Index, um so mehr überragt die Bogenlänge die Länge der zugehörigen Sehne.

4. Gesamtlängen des medianen Aussen- und des Innenbogens.

Aussenbogen vom Nasion zum Opisthion = 118 + 121 + 114 = 353.

Bei der Messung des unversehrten Schädels mit dem Bandmass wurden 354 mm als Länge des medianen Aussenbogens erhalten.

Innenbogen = 105 + 117 + 101 = 323.

Der Innenbogen unterscheidet sich hiernach vom Aussenbogen durch eine geringere Länge, mit dem Unterschied von 30 mm, und durch eine etwas stärkere Krümmung.

5. Zweite Art der Messung des Aussen- und Innenbogens, sowie der Berechnung der Krümmungsindices.

Man kann das Schädelgewölbe, welches in keinem Schnitt eine einheitliche Kurve darstellt, am wenigsten aber in dem paramedianen Innenbogen, auf welchen am meisten ankommt, als einheitliche Kurve erscheint, — auch auf eine andere, keineswegs darum aber unnatürliche Weise in Abteilungen zerlegen. Dies geschieht so, dass nicht die Nähte ausschlaggebend sind, sondern die höchsten Punkte der Wölbungen der einzelnen Gewölbeknochen. So gibt es also je einen frontalen, parietalen, oberen und unteren occipitalen Höhepunkt der Wölbung, sowohl am Aussen- als insbesondere an dem Innenbogen. Werden nun die Bogen gemessen, welche zwischen den vier Wölbungsgipfeln liegen, ebenso jene, welche von den beiden äussersten

Wölbungsgipfeln zum Anschluss an die Basis führen, so hat man bereits die gewünschten Werte; ihnen entsprechen bestimmte Sehnen; somit können auch die bezüglichen Krümmungsindices berechnet werden.

a) Länge des nasalen Aussenbogens, vom Nasion zum frontalen Gipfel fw . . . . = 58 mm
  Zugehörige Sehne . . . . = 56 „
  Krümmungsindex . . . . = 96,5 „

b) Länge des nasalen Innenbogens, vom Typhlon zum inneren frontalen Gipfel . . . . = 45 „
  Zugehörige Sehne . . . . = 43 „
  Krümmungsindex . . . . = 95,5 „

c) Länge des fronto-parietalen Aussenbogens, vom frontalen zum parietalen Gipfel pw . . = 120 „
  Zugehörige Sehne . . . . = 115 „
  Krümmungsindex . . . . = 95,8 „

d) Länge des fronto-parietalen Innenbogens, vom inneren fw zum inneren pw . . . . = 124 „
  Zugehörige Sehne . . . . = 116 „
  Krümmungsindex . . . . = 124 „

e) Länge des parieto-occipitalen Aussenbogens vom parietalen Gipfel pw zum oberen occipitalen Gipfel ow . . . . = 105 „
  Zugehörige Sehne . . . . = 99 „
  Krümmungsindex . . . . = 94,3 „

f) Länge des parieto-occipitalen Innenbogens, vom inneren pw zum inneren ow . . . . . = 87 „
  Zugehörige Sehne . . . . = 82 „
  Krümmungsindex . . . . = 94,2 „

g) Länge des naso-fronto-parietalen Aussenbogens, vom Nasion zum Bregma zum parietalen Gipfel pw. . . . . = 178 „

Zugehörige Sehne . . . . = 149 mm
Krümmungsindex . . . . = 83,7 „

h) Länge des naso-fronto-parietalen Innenbogens, vom Typhlon zum parietalen Gipfel des inneren pw . . . . = 169 „
Zugehörige Sehne . . . . = 132 „
Krümmungsindex . . . . = 78,1 „

i) Länge des naso-fronto-parieto-occipitalen Aussenbogens, vom Nasion zum Punkte ow . = 283 „
Zugehörige Sehne . . . . = 173 „
Krümmungsindex . . . . = 61,1 „

k) Länge des Innenbogens zu i) . . . . = 254 „
Zugehörige Sehne . . . . = 149 „
Krümmungsindex . . . . = 58,6 „

l) Länge des fronto-parieto-occipitalen Aussenbogens, vom frontalen Gipfel fw zum oberen occipitalen Gipfel ow . . . . = 225 „
Zugehörige Sehne . . . . = 170 „
Krümmungsindex . . . . = 75,5 „

m) Länge des Innenbogens von l) . . . . . . = 211 „
Zugehörige Sehne . . . . = 157 „
Krümmungsindex . . . . = 74,4 „

n) Länge des parieto-occipit-obasalen Aussenbogens, vom parietalen Gipfel pw zum Basion = 209 „
Zugehörige Sehne . . . . = 126 „
Krümmungsindex . . . . = 60,3 „

o) Länge des Innenbogens von n) . . . . . . = 188 „
Zugehörige Sehne . . . . = 121 „
Krümmungsindex . . . . = 64,4 „

Vergleicht man die Aussen- mit den Innen-Indices dieser Reihe, so nimmt man wahr, dass die Innen-Indices, wie es bei der vorigen Reihe der Fall war, sämtlich niedrigere Werte

sind als die Aussen-Indices; nur das occipitobasale Gebiet macht eine Ausnahme, denn hier verhält sich der innere zum äusseren Index wie 64,4 zu 60,3; hier kommt also dem Aussenbogen die stärkere Krümmung zu.

Vergleicht man die Indices der zweiten Reihe mit jenen der ersten, so haben die der ersten Reihe kleinere Zahlen als die der zweiten, in den entsprechenden Gebieten. Das ist leicht verständlich. Man erkennt schon an Tafel 5, dass die Glieder mit gestrichelter Linie ihren Bogen sich näher anschmiegen, als die Glieder mit ausgezogener Linie. Denn jene ziehen an den flachen, diese an den erhabenen Teilen des Gewölbes vorüber. Die Länge der Sehnen nähert sich bei jenen also der Länge der zugehörigen Bogen; die Indexzahlen müssen daher bei ihnen hoch sein.

Hieraus geht zugleich hervor, dass die Sehnenkombinationen, welche sich zwischen den Gipfeln der Wölbungen ausspannen, die gestrichelten Linien, ein getreuerer Ausdruck der Gewölbeform sein müssen, als die sich zwischen den Knochenenden ausspannenden. Von diesem Umstand wird noch später, bei Betrachtung der Vielecke, die Rede sein.

6. Die äusseren und inneren Krümmungswinkel der Gewölbeknochen.

Krümmungswinkel werden jene Winkel genannt, deren Scheitel am Gipfel der Wölbung eines Knochens liegt, deren Schenkel aber von jenem Gipfelpunkt zu den beiderseitigen Enden des Knochens sich erstrecken. Sie bilden ein Mass für den Grad der Knochenkrümmung. Krümmungswinkel finden wir daher an der Stelle des frontalen Gipfels fw, des parietalen Gipfels pw, des oberen occipitalen Gipfels ow. Der untere occipitale Gipfel, in der Gegend des Hypo-Inion, prägt sich median kaum aus, wohl aber paramedian; denn er entspricht einem

Gipfel der Fossa cerebellaris, wie der obere occipitale Gipfel der Fossa occipitalis der Hinterhauptschuppe entspricht.

Die äusseren und inneren Krümmungswinkel haben folgende Bogenwerte:

frontaler Krümmungswinkel	bei fw Tafel 5,	äusserer	= 134°
„ „		innerer	= 120°
parietaler „	bei pw,	äusserer	= 136°
„ „		innerer	= 135°
oberer occipitaler Krümmungswinkel,	bei ow,	äusserer	= 135°
„ „ „	bei ow,	innerer	= 133°

Nehmen wir das Inion und das Endo-Inion (Confluens) als Mittelpunkte der Krümmung des ganzen Os occipitale an, wobei die Länge des Foramen magnum mit in Rechnung gebracht werden muss, so liegen die beiden Krümmungswinkel bei i und bei c;

der äussere, von den Linien il und ib begrenzt, mit 106°,

der innere, von den Linien cl′ und cb begrenzt, mit 121°.

Frontaler, parietaler und oberer occipitaler Krümmungswinkel sind hiernach die stumpfsten, soweit es die äusseren Winkel betrifft. Die zugehörigen inneren Winkel sind teils nur ein wenig spitzer, teils beträchtlich (der frontale). Der Krümmungswinkel am Inion ist weniger stumpf als alle übrigen, denn er nähert sich mit 106° einem rechten; der Krümmungswinkel am Confluens hingegen ist weit stumpfer, denn er hat den Wert von 121° und kommt dadurch nahezu überein mit dem inneren Krümmungswinkel des Frontale, welcher 120° besitzt.

7. Endwinkel.

Mit diesem Namen sind jene Winkel bezeichnet, welche je zwei aneinander stossende Enden der Gewölbeknochen zum Scheitelpunkt haben. Von diesem Scheitel ziehen die beiden Schenkel zu den benachbarten Gipfeln je zweier Gewölbe-

knochen. Endwinkel liegen also immer zwischen den Krümmungswinkeln; jene alternieren in ihrer Stellung mit diesen. Sie liegen auf Tafel 5 bei br und l; es sind äussere und innere vorhanden.

Endwinkel am Bregma, äusserer = 138°
„ „ „ innerer = 145°;
Endwinkel am Lambda, äusserer = 132°
„ „ „ innerer = 124°,

wobei das Inion und Endo-Inion als Endpunkte des unteren Schenkels angenommen sind; werden dagegen die Gipfel der oberen Occipitalwölbung (ow) als untere Endpunkte eingestellt, so sind die Beträge folgende:

Endwinkel am Lambda, äusserer = 147°
„ „ „ innerer = 145°.

Die Endwinkel sind durchgehends sehr stumpfe Winkel; denn sie liegen an Nahtstellen, welche die flachen Abteilungen des Gewölbes bevorzugen, die Gipfel der Wölbungen aber zu vermeiden pflegen.

8. Median- und Paramedianschnitt.

Wenn auch der Hirnschädel eine allgemeine Ähnlichkeit mit einem dreiachsigen Ellipsoid und mit einem Ovoid besitzt, so ist er doch weit davon entfernt, sich streng in eine dieser oder anderer gewölbter Körper Formen bannen zu lassen. Er ist eine gewölbte Kammer, ein gewölbtes Gefäss für die Aufnahme des Gehirns und richtet sich in seiner Form vor allem nach der Hirnform. Am Gewölbe selbst prägt sich allein das Endhirn und das Kleinhirn aus, unbestimmter im medianen, bestimmter im paramedianen Teil des Gewölbes. Medulla oblongata, Brücke, Zwischenhirn prägen Teile ihrer basalen Flächen mehr oder weniger weitgehend an der Schädelbasis aus, nicht aber am Gewölbe des Schädels. Nur insofern die

Medulla oblongata durch das Foramen magnum in das Cavum cranii eintritt, kann man von einer Ausprägung der Medulla oblongata am Schädelgewölbe sprechen.

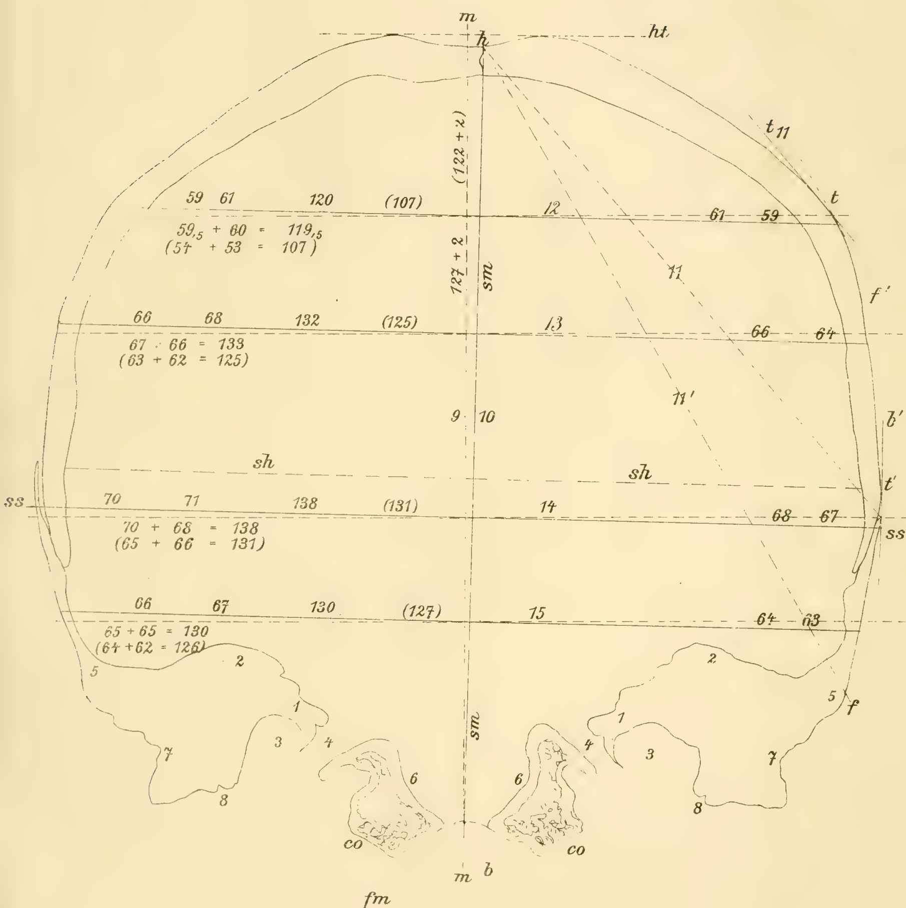
Für den oberhalb des Foramen magnum und seitlich von ihm gelegenen Teil des Gewölbes kommen also zwei Abteilungen in Betracht: die Wölbung zur Aufnahme des Kleinhirns und die Wölbung zur Aufnahme des Endhirns. Äusserlich mehr einheitlich gestaltet, besitzt der Hirnschädel innerlich also zwei übereinander gelegene, sehr verschieden grosse Gewölbe, welche in der Gegend des horizontalen Arms der Eminentia cruciata des Occipitale miteinander zusammenhängen: das Kleinhirn- und das Endhirngewölbe. Für die Frage der Form des oberen Gewölbes kommt hiernach in Betracht die Frage nach der Form der Aussenfläche oder Schädelfläche des Endhirns; für die Frage der Form des unteren Gewölbes hingegen kommt die Form der Schädelfläche des Kleinhirns in Betracht.

Welches ist die Form der beiderlei Oberflächen? Weder an der einen noch an der anderen scheinen solche Krümmungen vorzuliegen, die sich in einfachen Formeln aussprechen lassen, wie es z. B. mit der Oberfläche des Ellipsoids der Fall ist; es scheinen vielmehr, besonders am oberen Gewölbe, Flächengemische verschiedener Krümmung ein in Formeln kaum wiederzugebendes Gehäuse zu erzeugen, welches bei verschiedenen Menschen, mehr noch bei den Tieren, ansehnlichen Schwankungen unterworfen ist.

Am Medianschnitt scheidet sich das untere von dem oberen Gewölbe in manchen Fällen in kaum merkbarer Weise, wodurch das Bild eines mehr einheitlichen Gewölbes zu stande kommt. Ein Beispiel dieser Art giebt Tafel 9. Sie zeigt den Medianschnitt eines aus Halle a/S. stammenden Schädels, welcher in früherer Zeit mit anderen der hiesigen anatomischen Sammlung übergeben worden ist. Vom Endolambda (l) zieht die Kurve, ohne einen stärkeren Vorsprung, ohne eine tiefere

nt = 15 mm

Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden



I. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Einsenkung zu bilden, zum Opisthion herab. Man erkennt zwar, besonders mit Zuhilfenahme der Aussenwerke, die Stelle, an welcher die Protuberantia occipitalis interna ihre Lage hat, aber die wirkliche Fossa occipitalis ist ebensowenig ausgeprägt, als die Fossa cerebellaris. Sie können sich hier auch nicht ausprägen, nur eine Fossa vermicularis (P. Albrecht) kann zur Ausprägung gelangen. Die Hemisphären des Klein- und des Endhirns dagegen liegen eben mit keinem Teil ihrer Oberfläche in der Mediane, sondern sie sind hier voneinander getrennt.

Ganz anders am Paramedianschnitt, welchen Tafel 10 vors Auge stellt. Ein solcher Schnitt, welcher mit Absicht die Fossae occipitalis und cerebellaris in sich aufnehmen sollte, um ihn mit dem Medianschnitt vergleichen zu können, ist meines Wissens noch niemals zur Ansicht gebracht worden und findet daher hier eine Stelle. Er gehört demselben Hallenser Schädel an, welcher Tafel 9 geliefert hat, und wurde so gewonnen, dass vom median halbierten Schädel aus die beiden Gruben besichtigt und ihre Tiefpunkte an der Aussenfläche des Occipitale mit Marken versehen worden sind. Ebenso wurde der in der Fossa frontalis liegende Tiefpunkt an der Aussenfläche des Frontale markiert. Eine mit Bleistift gezogene Linie verband darauf alle Punkte miteinander und erstreckte sich vorn und hinten bis an die Grenzen des Hirnschädels. Diesen Linien entsprechend ward die Durchsägung vorgenommen. Der Paramedianschnitt ist vorn 14, hinten 15 mm von der Mediane entfernt. Der ausgesägte Knochenring ist folglich hinten etwas breiter als vorn und stellt in Wirklichkeit einen leichten Schrägschnitt dar.

Die Fossa cerebellaris stellt sich in diesem Schnitt als eine sehr stattliche flache Kurve dar, die scharf oben begrenzt ist, wie die Fossa occipitalis unten. Der horizontale Arm der Eminentia cruciata (e c) bildet die Grenze. Aufwärts flacht sich die stärker gekrümmte Fossa occipitalis alsbald ab und geht

ohne Änderung in den parietalen Teil über. Die Fossa cerebellaris dagegen wendet sich in aufwärts konvexer Fortsetzung zum Opisthion.

Im vorliegenden Schädel ist der frontale Tiefpunkt, das Endoprosthion, vom oberen occipitalen Tiefpunkt, dem Endoeschaton, 169 mm entfernt, in paramedianer, aber kaum schräg zu nennender Linie; der bezügliche Aussenwert = 181 mm.

Zieht man von der Fossa cerebellaris aus Linien zur Fossa frontalis und sucht die Linie grösster fronto-cerebellarer Länge auf, wie sie an diesem paramedianen Schrägschnitt sich ergiebt, so hat die hinten oberste, vorn unterste Linie 1 den Vorzug, mit einer Innenlänge von 163, einer Aussenlänge von 178 mm.

Es folgt dann die mittlere Linie 2 mit Innenlänge = 161, Aussenlänge = 171 mm.

Die Linie 3 endlich, hinten die unterste, vorn die oberste, hat Innenlänge = 153, Aussenlänge = 163.

Die Ursache der Längenabnahme liegt zum Teil in der Neigung der Unterschuppe des Occipitale, besonders aber in der Neigung der Stirnbeinschuppe. Läge hier ein Medianschnitt vor und nicht ein paramedianer, so würde man berechtigt sein, von einer fliehenden Stirn zu sprechen. Im Medianschnitt, Tafel 9, zeigt jedoch das Stirnbein stärkere Wölbung.

9. Das äussere End-Vieleck.

Tafel 5 und 8.

Der Zeichnung von Vielecken des Schädelgewölbes liegt der Gedanke zu grunde, es sei vielleicht möglich, in der Form von planmässig angelegten Vielecken einen bestimmteren Ausdruck der Schädelform zu finden, als es zur Zeit auf anderem Wege geschehen kann. An verschiedenen Schädeln, Menschen- und Tierschädeln, müssen solche zwischen den Endpunkten der Gewölbeknochen und der Basis ausgespannte Vielecke, seien es

ebene oder körperliche, verschiedene Gestalt annehmen. Das Schädelvieleck eines Gorilla wird sich von dem eines Orang unterscheiden, ein Schädelvieleck der Katze von dem des Kaninchens, ein solches dieses Menschen von dem eines anderen, eines vom Weibe von dem eines Mannes, eines vom Kinde von dem eines Erwachsenen. Individualität, Rasse, Alter und Geschlecht werden sich durch die besondere Form und Grösse ihrer Schädelvielecke auszeichnen.

Wie weit man in der Wirklichkeit mit derartigen Versuchen kommen wird, ist ungewiss; doch liegt Grund genug vor, sie zu wagen.

In Tafel 5 sind zwischen den Aussenpunkten der Sutura coronalis und lambdoidea, zwischen dem Inion (als beiläufiger Grenze der Unterschuppe gegen die Oberschuppe) der Sutura lambdoidea und der Basis, zwischen dieser und der Sutura coronalis Linien gezogen, welche das äussere Endvieleck zusammensetzen. Die Ecken liegen hiernach am Nasion, Bregma, Lambda, Inion und Basion. Die Figur ist also ein Fünfeck. Parallele Seiten fehlen; alle Seiten haben verschiedene Länge.

Tafel 8 zeigt das äussere Endvieleck zugleich mit dem inneren, beide in ihrem natürlichen Lageverhältnis zum äusseren und inneren Wölbungsvieleck, welche später zu betrachten sein werden. Soweit die beiden Höhenvielecke über die Grenzen der Endvielecke hinausragen, ist der zwischen ihren äusseren und inneren Linien befindliche schmale Raum schattiert; so heben sich beiderlei Vielecke deutlicher voneinander ab.

Das äussere Endvieleck, welches uns zuerst zu beschäftigen hat, zeigt seine Ecken am Bregma (br), am Lambda (l) und am Inion (i), am Basion (b) und am Nasion (n). Man kann daran denken, die Ecke i ausfallen zu lassen, weil die in dieser Gegend in fötaler Zeit vorhandene Naht nur selten beim Erwachsenen erhalten bleibt. Aus dem Fünfeck würde durch diese Reduktion ein Viereck werden; allein das Inion — in den Figuren ist die

Ecke überall gezeichnet, zu dem Zweck, um ihre etwaige Entbehrlichkeit zu prüfen — ist eine wichtige Grenzstelle und wird daher besser beibehalten. Man muss ferner daran denken, das Opisthion in die Reihe der Ecken aufzunehmen. Dann läge ein Sechseck vor.

a) Seitenlängen.

Länge der	frontalen Seite (n br)	= 106
„ „	parietalen Seite (br l)	= 110
„ „	oberen occipitalen Seite (l i)	= 61
„ „	unteren occipitalen Seite (i b)	= 77
„ „	basalen Seite (b n)	= 94

Summe der Seitenlängen = 448. Der totale Medianbogen ergab 482 mm. Unterschied 34.

Die parietale Seite ist hiernach die längste, dann folgt die frontale.

b) Zerlegung in Dreiecke.

Man kann das Vieleck von irgend einer Ecke aus in Dreiecke zerlegen, zu dem Zweck, die Form und den Inhalt des Vielecks dadurch zu bestimmen.

Zieht man die Linien vom Inion aus, so verläuft die eine vom Inion zum Bregma, die andere vom Inion zum Nasion. So ist ein hinteres, ein vorderes und ein unteres Dreieck zu stande gekommen; alle von ungleichseitiger Art. Sie können verwandelt werden, ihre Höhe lässt sich einzeichnen, ihr Flächeninhalt bestimmen. Nicht ohne Grund ist so zu verfahren; denn man darf eine verschiedene Ausbildung der einzelnen Dreiecke an verschiedenen Schädeln erwarten.

c) Winkel.

Das äussere Endvieleck besitzt folgende Winkel: je einen nasalen, frontoparietalen, parietooccipitalen, interoccipitalen und occipitobasalen.

Der nasale Winkel, am Nasion, von den Seiten n b r und n b begrenzt, hat den Bogenwert von 77°;
der frontoparietale Winkel, am Bregma, von den Seiten br n und br l begrenzt, ... = 103°;
der parieto-occipitale Winkel, am Lambda, von den Seiten l br und l i begrenzt, ... = 110°;
der interoccipitale Winkel, am Inion, von den Seiten i l und i b begrenzt, ... = 106°;
der occipitobasale Winkel, am Basion, von den Seiten b i und b n begrenzt, ... = 143°.

Der occipitobasale Winkel, mit 143°, ist hiernach bei weitem der stumpfste, der nasale, mit 77° der spitzeste.

Am Schädel von Kegel, der mit fliehender Stirn behaftet ist, hat der nasale Winkel den Wert von 76° [1]; an einem anderen, normal gestalteten Schädel mit schöner Stirnwölbung = 81°; an dem schön gebauten Schädel eines Chinesen = 88°; an einem ebenfalls wohlgebauten Kaffernschädel = 72°. Der nasale Winkel hat auf Grund dieser kleinen Reihe einen Spielraum von nicht weniger als 16°.

Um die Winkelmessung zu prüfen, ist es erforderlich, die Summe der am Vieleck des Ritterstrassenschädels gemessenen Winkel zu kennen. Sie beträgt 539°. Die Summe der Winkel eines Fünfecks = 540°.

10. Das innere Endvieleck.

Tafel 5 und 8.

Die Seiten des inneren Endvielecks laufen den äusseren nicht parallel, sondern weichen im nasalen und occipitalen Gebiet ansehnlich von jenen ab. Das innere Vieleck ist also nicht

1) Die Methoden zur Messung der Stirnneigung sind andere, als die Messung dieses Winkels.

einfach ein verkleinertes Bild des äusseren, sondern hat, abgesehen von der verminderten Grösse, auch in formaler Hinsicht eine selbständige Bedeutung; obwohl eine Ähnlichkeit beider Vielecke (nicht im geometrischen Sinne) nicht zu verkennen ist.

a) Seitenlängen.

Länge der frontalen Seite (Typhlon, Endobregma) = 90 mm;
(der äusseren = 106).
" " parietalen Seite (Endobregma, Endolambda) . . . . = 105;
(der äusseren = 110).
" " oberen occipitalen Seite (Endolambda, Confluens) . . . . = 53;
(der äusseren = 61).
" " unteren occipitalen Seite (Confluens, Basion) . . . . = 67,5;
(der äusseren = 77).
" " basalen Seite (Basion, Typhlon) . . . = 81;
(der äusseren = 94).

Die parietale Seite ist hiernach die längste und übertrifft die frontale um 15 mm (nur um 4 mm am äusseren Vieleck).

Summe aller inneren Seitenlängen = 396;
Summe aller äusseren Seitenlängen = 448;

Unterschied zu Gunsten des äusseren Vielecks = 52 mm.
Der totale innere Medianumfang betrug 323 + 34 + 81 = 438;
die Summe der Seitenlängen des inneren Vielecks . . = 396;
Unterschied zu Gunsten des totalen inneren Medianumfangs . . . . = 42;
der Unterschied in den Längen des totalen inneren Medianumfangs und des äusseren Vielecks . . . = 34.

b) Zerlegung in Dreiecke.

Wie das äussere, so kann auch das innere Endfünfeck in drei Dreiecke zerlegt werden. Auf Tafel 8 sind die betreffenden Trennungslinien, vom Confluenz c aus gerechnet, folgende:

Die Linie Confluens-Endobregma;

Die Linie Confluens-Typhlon.

Die drei inneren Dreiecke sind alle von ungleichseitiger Art und voneinander verschieden in Form und Grösse. Es ist, wie am äusseren Vieleck, je ein vorderes, hinteres und unteres Dreieck vorhanden. Ihr Flächeninhalt kann bestimmt und mit dem von anderen Schädeln, aber auch mit dem Flächeninhalt der äusseren Dreiecke verglichen werden. Das untere Dreieck beherbergt ausser basalen Schädelteilen Gebilde des Rautenhirns: Brücke und Kleinhirnteile; die beiden oberhalb gelegenen Dreiecke werden von Grosshirnteilen eingenommen.

Die Form des ganzen inneren Vielecks unterscheidet sich, abgesehen von verminderter Grösse, durch geringere fronto-occipitale Länge und relativ grössere Höhe, wie aus der Betrachtung der Tafel 8 deutlich hervorgeht, von dem äusseren.

c) Winkel.

Die fünf Winkel des inneren Endvielecks haben dieselben Namen wie die des äusseren, und folgende Werte:

Der nasale Winkel, am Typhlon, von den Seiten Typhlon-Endobregma und Typhlon-Basion eingeschlossen = 87° (der äussere = 77°);

der fronto-parietale Winkel, am Endobregma, zwischen den Linien Endobregma-Endoblambda und Endobregma-Typhlon = 99° (der äussere = 103°);

der parieto-occipitale Winkel, am Endolambda, zwischen den Linien Endolambda-Endobregma und Endolambda-Confluens, = 100° (der äussere = 110°);

der interoccipitale Winkel, am Confluens, zwischen den Linien Confluens-Endolambda und Confluens-Basion, = 121° (der äussere = 106°);

der occipito-basale Winkel, am Basion, zwischen den Linien Basion-Confluens und Basion-Nasion, = 130° (der äussere = 143°)

Vergleicht man die inneren mit den äusseren Winkeln, so sind sie teils spitzer, teils stumpfer als die äusseren. Grössere Unterschiede zwischen inneren und äusseren Winkeln zeigt das nasale, occipitale und basale Gebiet. Der innere, nasale Winkel ist um 10° stumpfer als der äussere; der innere Winkel am Confluens um 15° stumpfer als der äussere am Inion; der innere Winkel am Basion aber um 13° spitzer als der äussere.

Zählt man alle inneren Winkelgrössen zusammen, so erhält man als Summe = 537°.

Die geometrisch richtige Summe = 540°.

11. Das äussere Höhenvieleck.

Das äussere und innere Wölbungs- oder Höhenvieleck ist auf Tafel 5 und 8 dargestellt, wobei das natürliche Lageverhältnis zu den beiden Endvielecken zu Tage tritt. Die Ecken der Endvielecke entsprechen den Nähten; die Ecken der Wölbungs- oder Höhenvielecke aber den Höhepunkten oder Gipfeln der einzelnen Gewölbeknochen. Daher ragen die Ecken des einen Paares über die Seiten des anderen Paares empor. Sind beide Paare von Vielecken in natürlicher Verbindung miteinander, wie auf beiden Tafeln, so erscheint die Basis in weitem Abstand von einem ununterbrochenen Kranze von Ecken umgeben, während an beiden Enden der Basis gleichfalls je eine Ecke liegt.

Vergleicht man die Form der beiden Höhenvielecke, deren Ecken bei n, fw, pw, ow, uw und b gesehen werden, mit der Form der beiden Endvielecke, so fällt ohne weiteres auf, dass die Höhenvielecke die Gestalt des Schädels viel leichter durchblicken lassen, als es bei den Endvielecken der Fall ist. Diese

scheinen dem Schädelumriss ganz fremd zu sein, obwohl sie ihm angehören; die Höhenvielecke aber scheinen der Form des Schädels verwandt zu sein. Dieser Unterschied in dem Eindruck beider erklärt sich leicht; gerade weil die Höhenvielecke die hervortretenden Teile der Stirn, des Scheitels und Hinterhauptes als vorragende Ecken zur Ansicht bringen, wird das Bild ähnlicher; an den Endvielecken erscheinen jene hervorragenden Schädelteile im Gegensatz hierzu als tiefliegende gerade Linien, die Flachstellen des Schädels aber als Ecken, so dass also die Endvielecke zu dem Aussehen des Schädels im vollsten Widerspruch stehen, jene anderen aber im Einklang mit ihm.

Die grössere Ähnlichkeit der Höhenvielecke mit dem Schädel hat noch einen anderen Grund. Die Seiten der Höhenvielecke liegen den flacheren Stellen des Schädelgewölbes näher, die Seiten der Endvielecke den hohen Stellen des Schädelgewölbes ferner, wie es ja ihre Konstruktion mit sich bringt. Hiernach zu schliessen, muss das Höhenvieleck einen grösseren Flächenraum einnehmen als das entsprechende Endvieleck. Ebenso muss die Summe der Seiten des Höhenvielecks etwas grösser sein als die des entsprechenden Endvielecks, auch wenn die Anzahl der Seiten beider Vielecke die gleiche ist.

In unserer Tafel 8 freilich zeigt sich die Anzahl der Seiten des Höhenvielecks um eine Einheit vermehrt, der Natur des Gegenstandes entsprechend; denn es ist nicht eine, sondern es sind zwei occipitale Wölbungen vorhanden, je eine obere für den Hinterlappen der Endhirnhemisphäre und je eine untere für die Hemisphäre des Kleinhirns. Statt des Fünfecks de Endvielecke ist also hier ein Sechseck ausgebildet.

Die grössere Ähnlichkeit der Höhenvielecke mit der Form des Schädels bringt es auch mit sich, dass man viel leichter im stande ist, zwischen den Ecken des Höhenvielecks die Kurven zu ziehen, welche dem Schädelumriss entsprechen, als an den Endvielecken. Am leichtesten freilich lässt sich der zugehörige

Medianbogen des Schädels auftragen, wenn beiderlei Vielecke vorhanden sind. Aber auch wenn die Endvielecke auf Tafel 8 fehlen würden, gelänge es ohne grösseren Fehler, den richtigen Bogen über die Ecken des Höhenvielecks zu ziehen, den äusseren wie den inneren. Über die Ecke br z. B. dürfte der zu ziehende Bogen nicht weit hinausgehen; denn br bezeichnet eine Flachstelle des Schädels. Würde man einen über br irgend beträchtlich hinaufgehenden Bogen einzuzeichnen versuchen, so müssten auch die Punkte fw und pw als die Höhepunkte des Frontale und des Parietale höher hinauf zu liegen kommen.

Würde man aber den Bogen zwischen fw und pw allzutief unter br hinwegziehen, so müssten auch die Punkte fw und pw sich senken, denn sie sind von dem Punkte br nicht unabhängig, sondern stehen mit ihm in genetischer Verbindung geometrischer Art. So mit allen übrigen Stellen.

Grosse Fehler wird also die den Medianbogen des Schädels über die Ecken des Höhenvielecks hinwegziehende Hand nicht machen, sondern ein der Wirklichkeit sehr nahestehendes Bild davon entwerfen.

Nunmehr ist unsere Aufmerksamkeit den Seitenlängen, den Dreiecken und Winkeln des äusseren Höhenvielecks zuzuwenden.

a) Seitenlängen.

Die nasofrontale Seite, von n zu fw sich erstreckend, hat eine Länge von		56 mm,
„ fronto-parietale Seite, von fw zu pw	=	115
„ parieto-occipitale Seite, von pw zu ow . . .	=	99
„ interoccipitale Seite, von ow zu uw	=	50
„ occipito-basale Seite, von uw zum Basion . .	=	54
„ basale Seite, vom Basion zum Nasion . . .	=	94.

Als weitaus längste Seite ergibt sich die zwischen dem frontalen und parietalen Gipfel ausgespannte, mit 115 mm;

daran schliesst sich die parieto-occipitale mit einem Weniger von 16 mm.

Eine Summierung der sechs Posten ergiebt den Betrag von 468 mm.

Summe der Seitenlängen des äusseren Endvielecks = 448. Für die Beurteilung ist jedoch zu beachten, dass hier ein Fünfeck, dort aber ein Sechseck zu Grunde liegt. Gleichwohl kommt dem Mehr von 20 mm bei dem Höhenvieleck eine Bedeutung für die Wertabschätzung der beiderlei Vielecke zu.

b) Dreiecke.

Das Sechseck des äusseren Höhenvielecks lässt sich in vier Dreiecke zerlegen, wodurch seine Form beherrschbar wird. Findet die Zerlegung vom Basion aus statt, so erhält man in fächerförmiger Ausstrahlung ein nasofrontales, ein gewaltiges fronto-parietales, ein ebenfalls grosses parieto-occipitales, ein kleines occipito-basales Dreieck.

Alle Dreiecke sind ungleichseitiger Art. Ihr Flächeninhalt kann bestimmt werden, um zur Vergleichung mit anderen Schädeln zu dienen.

Das Sechseck selbst ist unregelmässig gestaltet, ohne eine Parallelseite. Sein nasofrontales Gebiet unterscheidet sich vorteilhaft von der zugespitzten Form des Endvielecks durch Abstutzung. Nach hintenhin nimmt das Höhenvieleck allmählich an Ausdehnung zu bis zum Basion und parietalen Gipfel pw hin, der Abstand dieser beiden Punkte beträgt nicht weniger als 126 mm; von hier aus erfolgt von beiden Seiten aus eine verschieden rasch zunehmende Verjüngung.

c) Winkel.

Der nasale Winkel, am Nasion gelegen, von den Linien nfw und nb eingeschlossen, hat den Wert von . . . . . 100°;

der frontale Winkel, bei fw, zwischen den Linien
fw n und fw pw . . . . = 118°;
der parietale Winkel, bei pw, zwischen den Linien
pw fw und pw ow . . . . = 105°;
der obere und untere occipitale, sowie der occipito-basale, dem Anschluss an die Basis angehörige Winkel, lassen sich nur in dem Falle messen, als das Hypo-Inion als äusserer Grenzpunkt der unteren Occipitalwölbung conventionell angenommen wird. Geschieht dies, wie auf Tafel 8 ausgeführt wurde, so hat
der obere occipitale Winkel, bei ow, zwischen den
Linien ow pw und ow uw . . . . = 107°;
der untere occipitale Winkel, bei uw, zwischen den
Linien uw ow und uw b . . . . = 129°;
der occipito-basale Anschlusswinkel, bei b, zwischen
den Linien b uw und bn . . . . = 158°.

Alle Winkel des äusseren Höhenvielecks sind hiernach stumpf; der am wenigsten stumpfe liegt am vorderen Ende der äusseren Basallinie, am Nasion; es ist der frontale Winkel, mit 100°. Der am meisten stumpfe dagegen liegt am entgegengesetzten Ende derselben Basallinie, am Basion; es ist der occipito-basale Winkel, mit 158°.

Die Summe aller Winkelbeträge,
nämlich 100+118+105+107+129+158 . = 717°.
Die geometrische Summe der Winkel eines
Sechsecks (= acht rechten) . . . . = 720°.

12. Das innere Höhenvieleck.

Das innere Wölbungs- oder Höhenvieleck, ebenfalls ein Sechseck, spannt sich zwischen den inneren Gipfeln der Gewölbeknochen aus; seine Linien finden ihren Anschluss an die innere

Basallinie Typhlon-Basion; wenn man den vorderen Endpunkt des Planum ethmoidale, Ethmon, et der Tafel 8, neben der Mediane gelegen, an Stelle des Typhlon bevorzugen sollte, so würden zwei Linien sich verändern, die Linie t fw' würde zur Linie et fw', die Linie tb zur Linie et b werden. Hier ist der Punkt Typhlon als Medianpunkt vorgezogen, obwohl er um 5 mm höher liegt als das Ethmon.

Die Ecken des inneren Höhenvielecks sind alsdann die folgenden: Die Typhlon-Ecke, bei t; die Ecke des inneren Frontalgipfels, bei fw'; die Ecke des inneren Parietalgipfels, bei pw'; es hat nun die Ecke des inneren oberen Occipitalgipfels zu folgen, darauf die Ecke des inneren unteren Occipitalgipfels. Wo aber haben diese beiden Gipfel ihren Platz? Die Gegenwart der Eminentia cruciata setzt hier innen der Verwertung des Medianschnittes solche Schwierigkeiten entgegen, dass es fraglich erscheinen muss, wie hier zu verfahren sei. Es gibt Fälle, in welchen eine mediane Abgrenzung einer oberen und unteren Occipitalwölbung fehlt. Auch die zahlreichen Formen asymmetrischer Bildung der Eminentia cruciata treten hindernd entgegen. In dem Medianschnitte der Tafel 5 würde es mit Not noch gelingen, eine obere und eine untere innere Wölbung zu unterscheiden, da die Crista occipitalis interna im Schnitt nicht enthalten ist. Dennoch sind die über unter dem Confluenspunkte c gelegenen beiden Kurven nur falsche, teilweise unvollständige Ausdrücke der mehr seitlich gelegenen wahren Fossae occipitalis und cerebellaris. Man beachte nur die beiden Tafeln 9 und 10, um den Unterschied richtig zu würdigen. Nicht umsonst darf diese Erfahrung gemacht sein; besser daher, auf die occipitale Ausführung des inneren Höhenvielecks am Medianschnitt zu verzichten, wie es auf Tafel 5 und 8 auch geschehen ist.

Wenn nun am Medianschnitt auf den occipitalen Teil des inneren Höhenvielecks verzichtet werden muss, so bietet sich, da die Fossa occipitalis und cerebellaris jederseits von der

Mediane doch vorhanden ist, dennoch vielleicht ein Mittel dar, welches diese Schwierigkeiten zu beseitigen vermag. So ist es in der Tat. Es ist nur erforderlich, die beiden gegebenen Tiefpunkte der Fossa occipitalis und cerebellaris durch Messung zu ermitteln und ihre Lage auf die Medianebene zu projicieren. So wurde hier auch verfahren; auf Tafel 5 und 8 sind die beiden Tiefpunkte auf die Mediane projiciert wiedergegeben. Mit der Zahl 2 ist auf Tafel 8 der Tiefpunkt der Fossa occipitalis, mit 3 der Tiefpunkt der Fossa cerebellaris bezeichnet. Die Zahl 1 findet sich im frontalen Gebiet; sie bezeichnet den Tiefpunkt der Fossa frontalis dextra.

Auch auf Tafel 5 sind die drei Tiefpunkte angegeben und zwar durch drei kleine Kreuze, auf welche der Buchstabe i, i' und i'' hinweist. Sehr deutlich erkennt man in Würdigung der Lage von i'', wie wenig geeignet es wäre, die Innencurve c o zur Bestimmung des Gipfels der unteren Wölbung benutzen zu wollen. Der Tiefpunkt der Fossa occipitalis hingegen (i' und 2) liegt dem in der Mediane bestimmten Gipfel ow im vorliegenden Fall auf 3 mm nahe und fällt fast genau in die Richtung der Linie pw' ow'. Die Länge dieser Linie, 82 mm, ist daher für die Rechnung um den Betrag von 3 mm zu vergrössern.

Auf dieser Grundlage sind nunmehr die gestrichelten Linien 2 zu 3 und 3 zu b gezogen, dadurch aber die occipitale Vervollständigung des inneren Höhenvielecks erreicht worden.

a) Seitenlängen.

Die nasofrontale Seite, von t zu fw' hat eine Länge von 43 mm,
„ frontoparietale Seite, von fw' zu pw' . . . = 116
„ parieto-occipitale Seite, von pw' zu 2 . . . = 85
„ interoccipitale Seite, von 2 zu 3 . . . . . . = 34
„ occipitobasale Seite, von 3 zu b . . . . . . = 64
„ basale Seite, von b zu t . . . . = 81.

Die sechs Summanden ergeben eine Gesamtlänge von 423 mm,
Summe der Seitenlängen des äusseren Höhenvielecks = 468
Unterschied zu Gunsten des äusseren Höhenvielecks = 45.

b) Dreiecke.

Das innere Höhenvieleck ist nicht bloss kleiner als das äussere, sondern diesem auch geometrisch unähnlich. Unumgänglich ist daher auch seine Zerlegung in vier Dreiecke. Doch sind weder auf Tafel 5, noch auf Tafel 8 die betreffenden drei Linien gezogen, um nicht durch zu viele Linien den Tafeln zu schaden. Geht man, wie bei dem äusseren Höhenvieleck, von b aus, so erstreckt sich die erste der zu ziehenden Linien von b zu fw'; die andere von b zu pw'; die dritte von b zu 2. Damit sind vier Dreiecke gewonnen, welche die gleichen Namen tragen, wie beim äusseren Höhenvieleck, nämlich ein nasofrontales, ein alle anderen an Inhalt übertreffendes frontoparietales, ein grosses parieto-occipitales, ein kleines occipito-basales Dreieck. Sie alle sind ungleichseitiger Art. Ihre Höhen können bestimmt, ihr Flächeninhalt berechnet werden. Sie dienen zur Vergleichung mit denselben Dreiecken anderer Schädel.

Welcher Wert kann den beiderlei Höhenvielecken beigemessen werden?

Das äussere ist mehr ein Ausdruck der Schädel-, das innere mehr ein Ausdruck der Hirnform. Das eine aber darf über dem anderen nicht vernachlässigt werden; beide haben den ihnen zukommenden unveräusserlichen Wert.

c) Winkel.

Der nasale Winkel, am Typhlon, von den Linien tfw' und tb begrenzt, hat den Wert von . . . 122°
(der äussere = 100°);

der frontale Winkel, bei fw', zwischen den
Linien fw' t und fw' pw' . . . . . . , . = 102°
(der äussere = 118°);
der parietale Winkel, bei pw', zwischen den
Linien pw' fw' und pw' ow' . . . . = 103°
(der äussere = 105°);
der obere occipitale Winkel, bei 2, zwischen
den Linien 2 pw' und 2 zu 3 . . . . = 121°
(der äussere = 107°);
der untere occipitale Winkel, bei 3, zwischen
den Linien 3 zu 2 und 3 zu b . . . . . . = 126°
(der äussere = 129°);
der occipito-basale Winkel, bei b, zwischen
den Linien b zu 3 und b zu t . . . . . . = 142°
(der äussere = 158°).

Im inneren Höhenvieleck ist demnach der frontale Winkel bei fw') mit 102° der am wenigsten stumpfe; ihm steht mit 103° der parietale bei pw' sehr nahe. Dann folgen zunehmend weit stumpfere Winkel der Reihe nach, bis der stumpfste am Basion mit 142° den Schluss macht.

Die Summe aller Winkelbeträge des inneren höheren
Vielecks . . . . = 716°.
Die geometrisch richtige Summe . . . . = 728°.

Hiermit ist der Medianschnitt des vorliegenden Schädels betrachtet. Unsere Aufmerksamkeit hat sich jetzt zuerst dem transversalen, später dem horizontalen Schnitte zuzuwenden, damit das flächenhafte Bild des Medianschnittes nach und nach zum körperlichen sich gestalte.

II. Ansicht des Transversalschnittes.

Von den vielen möglichen Transversalschnitten des Schädels ist nur ein einziger hergestellt worden; aber er zeichnet sich vor

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

allen anderen dadurch aus, dass er die grösste Höhe des Schädels und die grösste Breite zugleich in sich aufnimmt. Dadurch ist er allen anderen überlegen.

Die grösste äussere Höhe des Schädels, bezogen auf die äussere Basallinie, beträgt 125,5 mm,

die grösste innere Höhe, auf derselben Grundlage = 120,5,

die grösste innere Höhe, auf die innere Basallinie bezogen, = 119 mm.

Der Punkt der grössten Aussenhöhe des Schädels fällt im vorliegenden Fall zusammen mit dem Gipfelpunkt des Parietale bei pw. Die bezügliche Innenhöhe liegt auf der gleichen Linie h. Der Gipfelpunkt des Parietale pw ist von dem Bregma des Schädels 60 mm entfernt. Der Punkt pw wurde am Schädel durch eine Linie markiert. Diesen Punkt sollte die Säge durchschneiden. Die beiden anderen Punkte, welche der Schnitt durchsetzen sollte, sind die Punkte der grössten Innenbreite, einer an jeder Schädelhälfte. Diese Punkte waren schon markiert worden, ebenso die Punkte der grössten Aussenbreite; hierüber ist oben bereits Mitteilung geschehen. Es handelte sich jetzt darum, die drei festen Punkte der Schnittführung zunächst durch Linien miteinander zu verbinden, diese Linien aber auch in die Schädelbasis einlaufen zu lassen, ohne ihre Richtung zu ändern. So geschah es; dann verrichtete die Säge ihre Arbeit. Ein Bild des wohlgelungenen und sehr symmetrisch gestalteten Transversalschnittes gibt Tafel 6. Die beiden Schädelhälften wurden nicht aneinander geleimt, sondern durch Bindfaden dicht zusammengeschnürt; man kann sie daher jederzeit aus ihrer Haft lösen. Die Linie 10 der Tafel 6 bezeichnet die Schnittlinie; sie zieht oben durch die Sutura sagittalis und ist insofern median, als sie basalwärts auch das Basion durchschneidet. Die Linie 10 stellt hier also die Naht- und zugleich die Schnittmediane dar. Neben ihr aber ist in der Linie 9 noch eine zweite Mediane gestrichelt dargestellt, welche man die Form-Mediane nennen

kann, insofern sie den Schädeltransversalschnitt in zwei besser symmetrische Hälften teilt, als die Schnittmediane. In Tafel 6 liegt das Bild der Schnittfläche der vorderen Schädelhälfte vor. Was also in der Figur auf der linken Seite liegt, gehört auch der linken Hälfte des Schädels an. Das Stirngebiet des Schädels befindet sich hiernach unterhalb der Ebene der Tafel, das Hinterhaupt dagegen ist dem Beschauer zugewendet.

Der vorliegende Transversalschnitt nimmt nach dem Mitgeteilten keine Rücksicht auf irgend eine der bekannten Richtungslinien; weder eine der Basallinien noch die Nasion-Inionlinie, noch die Nasion-Lambdalinie hat die Bahn des Schnittes bestimmt; massgebend waren allein die drei erwähnten Punkte: der Höhepunkt (innerer und äusserer), die beiden Breitepunkte (die inneren). Durch diese zieht die Schnittlinie.

Wenn es sich aber auch so verhält, einen bestimmten Winkel zu jenen genannten Richtungslinien musste der Schnitt immer einnehmen. Welches ist dieser Winkel?

Er ergiebt sich leicht, wenn man beachtet, dass das obere Ende des Schnittes den Punkt pw der Tafel 5 zum Ausgang genommen hat; das untere Ende des Schnittes (s. Tafel 6) liegt ganz in der Nähe des vorderen Randes des Foramen magnum, 1 mm hinter dem Basion (b). Verbindet man an Tafel 5 nun den Punkt pw mit einem Punkte, welcher 1 mm hinter dem Basion gelegen ist, so erhält man sogleich den gesuchten Winkel, Diese Linie (str) ist auf Tafel 5 gezeichnet; ebenso die Basallinie nb′; dieses aber genügt zur Bestimmung des Winkels; es ist ein solcher von 83°. Der vorliegende Transversalschnitt schneidet die äussere Basallinie also in einem vorn oben offenen Winkel von 83°, in einem hinten offenen Winkel von 97°, in einem Winkel, der sich 7° von einem rechten entfernt.

Die weitere Untersuchung des vorliegenden Transversalschnittes muss immer daran festhalten, dass er die Punkte der grössten Höhe und der grössten Breite zugleich zur Anschauung

bringt. An dem Schädel vom **Johannisfriedhof** war die Richtung des Transversalschnittes eine andere; sie ging zwar auch von dem Punkte der grössten Höhe aus, nahm aber keinerlei Rücksicht auf die Breitenpunkte, sondern allein noch auf die äussere Basallinie; senkrecht zu dieser wurde dort der Transversalschnitt ausgeführt; hier aber steht er zu ihr in einem Winkel von 83 beziehungsweise 97°. Dort wurde der Clivus basilaris nahe seiner Mitte durchschnitten, hier aber zieht der Schnitt 1 mm hinter dem Basion vorüber.

Der Punkt h der Tafel 6 bezeichnet zugleich die Stelle der Sutura sagittalis und der grössten Höhe des Schädels, bezogen auf die äussere Basallinie. Die Entfernung dieses Höhepunktes h vom Basion (b) ist 127 mm, während die Innenhöhe 122 mm beträgt. Mit dem Abstand der beiden Punkte h und b ist aber nicht zu verwechseln die grösste Höhe des Schädels mit Bezug auf die äussere Basallinie; hier ist der untere Endpunkt ein anderer, 18,5 mm weiter nasalwärts gelegen; die Entfernung dieser beiden Endpunkte ist 125,5 für die äussere, 120,5 für die innere Höhe.

So verhält es sich mit dem Höhepunkt h des Schädels der Tafel 5 und 6. Wie aber verhält es sich mit den Breitepunkten der linken und rechten Schädelhälfte? Die Punkte der grössten Aussenbreite werden vom Transversalschnitt nicht getroffen, wohl aber die der grössten Innenbreite. Die grösste Aussenbreite befindet sich nämlich jederseits schön symmetrisch zwischen zwei Punkten, welche 5—7 mm weiter frontal, d. i. unter der Ebene des Papieres liegen, als die beiden queren Linien 14 und s h, aber in der vertikalen Höhe dieser beiden Linien. Doch ist der Unterschied gegenüber der Breite in der Ebene der beiden Linien selbst nur klein. Die am unversehrten Schädel gemessene grösste Aussenbreite beträgt nämlich 139 mm; in der etwas weiter occipital gelegenen Ebene der Linie 14 aber ist die Aussenbreite 128 mm.

Was die Innenbreite betrifft, so durchschneidet der Transversalschnitt rechterseits das kleine Tieffeld der inneren Breite ganz in der Mitte, linkerseits aber in der Nähe seines hinteren Randes. Die gerade und die gestrichelte Linie 14 enthält daher die grösste Innenbreite; sie beträgt 131 mm. Mit dem Tiefenmesser an beiden Schädelhälften bestimmt, ergab sich der Betrag von 129,5 mm. Berücksichtigt man für den zuerst genannten Betrag der Innenbreite noch den Schnittverlust mit 0,5 mm, so erhalten wir 131,5 gegen 129,5 mm bei verschiedenartigen Methoden der Messung. Bei grösserer Übung in ihrem Gebrauch werden sich gewiss in der Folge kleinere Unterschiede erzielen lassen.

Nachdem hiermit Tafel 6 bezüglich der grössten Höhe und Breite uns bereits bekannt geworden ist, haben wir uns zur Beachtung anderer Verhältnisse zu wenden, die sie darbietet.

Oberhalb der Linie 14 ist mit sh eine gestrichelte Querlinie gezeichnet. Sie bedeutet die Ebene, in welcher der vorliegende Transversalschnitt mit dem später zu untersuchenden Horizontalschnitt sich schneidet.

Die Linien 13 und 12 sind nichts anderes als weiter scheitelwärts gezogene Querlinien, die gestrichelten senkrecht zur Linie 9, die ausgezogenen senkrecht zur Linie 10, zur Form- und zur Schnittmediane, wie sie oben genannt worden sind. Ebendahin gehört die Querlinie 15. Sie alle haben den Zweck, die Aussen- und die Innenbreite des Gewölbes in verschiedenen Höhen messen zu können. Die gemessenen Beträge sind allen Linien beigeschrieben und können bequem an ihnen abgelesen werden. Der leichteren Übersicht wegen sind sämtliche Innenbreiten, seien es Summen oder Summanden der beiden Schädelhälften, zwischen Klammern gestellt. Die über und unter den Linien befindlichen Zahlen gehören immer der nächstliegenden Linie an. Die Beträge sind gemessen sowohl mit Bezug auf die Linie 9, als auch mit Bezug auf die Linie 10.

Auf Tafel 6 sind noch zwei schräge Linien, 11 und 11', sowie einige Tangenten zum Aussenbogen des Gewölbes zu beachten.

Die Linie 11, von h zur Sutura squamosa sich erstreckend, stellt die Sehne des parietalen Aussenbogens dar. Die mit der Sehne parallele Tangente des Aussenbogens des Parietale dextrum ist die Linie t 11; ein Punkt (t) weist auf den Gipfel des Bogens hin. Die schräge Linie 11' zieht von der Sutura sagittalis (h) schräg zu einer Stelle des Temporale herab, an welcher das Gewölbe in die Basis übergeht (f). Die Linie 11' ist hiernach die Sehne eines grösseren Aussenbogens als des vorigen; sie ist die Sehne des parieto-temporalen Aussenbogens. Die zu dieser Sehne parallele Tangente ist mit dem Buchstaben f' bezeichnet. Der Tangentialpunkt liegt nicht mehr bei t, sondern ist weiter temporalwärts gerückt; er liegt in der Gegend der Durchschneidung des Aussenbogens durch die beiden Querlinien 12.

Man kann jetzt den Linien 11 und 11' eine noch weiter abwärts gerückte folgen lassen, das ist die Linie hb selbst, die Schnittmediane. Der ihr entsprechende Aussenbogen umgreift die ganze rechte Schädelhälfte und die Schnittmediane erscheint als die Sehne dieses grossen Bogens. Auch hier kann man eine Tangente ziehen; es ist die Linie b'; ihr Tangentialpunkt liegt bei t' in weiter Entfernung von t, dem Tangentialpunkt des parietalen Bogens allein. So wanderten mit der Zunahme des Bogens die Tangentialpunkte von oben herab, um etwa die Mitte der Schädelhöhe zu erreichen. Der Punkt t' liegt auf der Höhe des Bogens hb; ganz in der Nähe von t' befindet sich aber zugleich auch die Stelle der grössten Breite des Schädels.

Andererseits zeigt diese Reihe von Tangentialpunkten sehr deutlich, dass der Gipfel des Os parietale keineswegs zugleich auch der Gipfel des ganzen rechtsseitigen Halbbogens des Schädels darstellt. Die gleiche Betrachtungsweise gilt auch für den Medianschnitt und den Horizontalschnitt des Schädels. Man muss

dies beachten, um leicht sich sonst einschleichende Irrtümer zu vermeiden.

Es könnten nun noch, wie es am Medianschnitt geschehen ist, die Krümmungsindices und Krümmungswinkel der Parietalia untersucht werden, wie sie sich im Transversalschnitt verhalten. Denn sie verhalten sich in verschiedenen Richtungen ungleich. Dasselbe könnte für den grösseren parieto-temporalen Bogen geschehen, hier und dort für den Aussen- und den Innenbogen. Ferner könnten transversale End- und Höhenvielecke äusserer und innerer Art dargestellt und beschrieben werden. Aber ich habe dies an einem anderen Schädel bereits ausgeführt und kann hier darauf verzichten, da wesentlich Neues sich nicht dabei ergeben würde. Bezüglich der Eigentümlichkeiten der transversalen Vielecke verweise ich daher auf meine in der Internationalen Monatschrift kürzlich veröffentlichte Abhandlung.

III. Ansicht des Horizontalschnittes.

Nach Anlegung und Untersuchung des medianen und transversalen Schädelschnittes muss man sich die Frage vorlegen, ob es sich der Mühe verlohnen werde, an dem gleichen Schädel auch noch einen horizontalen Schnitt herzustellen. Schon in vier Segmente ist bis jetzt der Schädel zerlegt worden; soll es Erfolg versprechen, ihn durch Ausführung des horizontalen Schnittes in acht Segmente zu teilen? Wohl ist die Zerlegung, so wird man in seinen Erwägungen fortfahren, eine weitgehende. Aber die beiden vorausgehenden Schnitte sind nicht ohne Ergebnis zur Betrachtung gelangt. Auf keinem anderen Wege waren diese Ergebnisse zu gewinnen. Wie sollte die Schädelhöhle untersucht werden können ohne deren Eröffnung? Nicht ohne Überlegung ist also der mediane und sodann der transversale Schnitt zur Ausführung gelangt. Schon oft und von vielen ist

wenigstens eine der Eröffnungsarten als ein wichtiges Erfordernis bezeichnet, das Unterbleiben aber als ein Versäumnis, als ein Verlust betrachtet worden. Der Medianschnitt hat nunmehr den Schädel in seiner Weise eröffnet; er hat unter anderem auch den Punkt der grössten Schädelhöhe in seine Bahn aufgenommen; äusserer und innerer Medianbogen sind beschrieben, das Schädelgewölbe und die Schädelhöhle in jeder möglichen Weise untersucht worden. Der Transversalschnitt brachte Ergänzungen, die auf andere Weise nicht erlangt werden konnten; er stellte den Aussen- und Innenbogen des Gewölbes in seiner besonderen Weise dar; er nahm vor allem die Punkte der grössten Höhe und der grössten Breite des Schädels in seine Bahn auf, wodurch allein schon die Kenntnis des Gewölbes eine eigentümliche Bereicherung erhielt; fast muss man es an dieser Stelle bereuen, dass nicht auch an diesem Schädel die sonderbaren transversalen End- und Höhenvielecke äusserer und innerer Art zur Darstellung gelangt sind; um so deutlicher würde es geworden sein, der transversale Schnitt sei nicht vergeblich angelegt worden. Nun steht noch die dritte Richtung des Raumes für die Zerlegung aus. Zwar wurde der menschliche Schädel bei Leichensektionen schon unzählige Male gerade in horizontaler Richtung zerlegt; aber es geschah immer nur zur Herausnahme des Gehirns. Wenn nun die horizontale Zerlegung sich der medianen und transversalen noch beigesellt, sollte von ihnen gerade die horizontale ganz ohne Ausbeute bleiben? Das war nicht zu erwarten; vor allem deshalb nicht, weil der Horizontalschnitt planmässig dazu ausersehen war, die frontalen und occipitalen Tiefpunkte der Schädelhöhle, welche den Fossae frontales und occipitales angehören, in sich aufzunehmen. Die Form des Schädelgewölbes musste hierdurch zweifellos wieder eine ganz besondere Beleuchtung erfahren. Damit war die Berechtigung des Versuches erwiesen. Zu irgend einer Zeit musste er einmal gemacht werden. Blieb er ohne die erwarteten Ergebnisse, so

waren die späteren Beobachter unterrichtet; sie konnten die horizontale Eröffnung vermeiden.

Frontaler und oberer occipitaler Tiefpunkte gibt es im ganzen vier. Lässt sich ein ebener Schnitt durch sie alle legen? Nur im Fall genügender Symmetrie des Schädelbaues. Doch kommt hier ein Umstand begünstigend zur Geltung. Die erwähnten Tiefpunkte sind nicht Punkte mathematischer Art, sondern kleinere oder grössere, kreisförmige oder ovale oder unregelmässig gestaltete Flächen; wenigstens der Messung mit den üblichen Apparaten nach; nur an Schnitten erhält man die Möglichkeit einer feineren Darstellung und kann jene Tiefpunkte nicht selten in Form kleiner Punkte zur Anschauung bringen. Dieser Umstand spricht wieder von sich aus für die Berechtigung auch der horizontalen Schnittführung.

An manchen Schädeln werden zugleich mit den frontalen und oberen occipitalen Tiefpunkten auch die lateralen d. i. die temporalen von dem Horizontalschnitt aufgenommen; das sind dann ganz besonders schöne Fälle; vielleicht werde ich bei anderer Gelegenheit einen solchen Fall vorzuführen in der Lage sein.

Fehlt an einem Schädel die hinreichende Symmetrie, so ist es natürlich unmöglich, vier oder gar sechs Punkte, und wären es auch kleine Flächen, in der Ebene eines Schnittes miteinander zu vereinigen. Liegt ein solcher Schädel vor, so muss man sich eben, wie überall, mit dem Möglichen zufrieden geben und einen wie den anderen Tiefpunkt aufgeben; er liegt in solchen Fällen niemals sehr weit entfernt von der Schnittebene. Das Mass seiner Entfernung ist aber nunmehr zu einem Mass der Asymmetrie geworden.

1. Ausführung des Horizontalschnittes.

Um den geplanten Horizontalschnitt mit Erfolg ausführen zu können, waren zuerst die Marken auf die Aussenfläche des

Schädels aufgetragen worden, welche der Säge die richtige Bahn anzeigen sollten: die Marken aller Tiefpunkte also, der beiden vorderen und der beiden oberen hinteren. Die Marken der grössten Aussenbreite befanden sich schon von früher her im hinteren oberen Gebiete der Squamae temporales als kleine, mit Tinte gezogene Ringe von 4 mm Durchmesser. Die Marken der vier inneren Tiefpunkte auf die Aussenfläche des Schädels aufzutragen bot keine Schwierigkeit, weil der Medianschnitt des Schädels schon vollzogen war und die Übertragung des Inneren auf das Äussere an jeder Schädelhälfte gestattete. Sollte man aber vorziehen, die äussere Marke durch eine Durchbohrung der Schädelwand mit einem feinen Drillbohrer von innen her zu gewinnen, so würde einem solchen Vorhaben nichts entgegenzustellen sein. Am meisten ist eine Durchbohrung am Platze in der temporalen Gegend, wenn man ohne vorhergehende transversale Zerlegung den temporalen Tiefpunkt auf der Aussenfläche des Schädels zu markieren beabsichtigt, mag dieser Tiefpunkt nun dem Parietale oder der Squama temporalis angehören. Die frontalen und die oberen (auch die unteren) occipitalen Tiefpunkte aber liegen der medianen Schnittfläche des Schädels so nahe, dass die Übertragung von innen nach aussen auch ohne Durchbohrung auf keine Schwierigkeiten stösst.

Nach Anbringung der Marken wurden die frontalen und oberen occipitalen durch eine möglichst in einer Ebene liegende kreisförmige Linie miteinander verbunden, eine etwas widerspenstige, der Aufnahme in die Ebene nicht ganz gehorchende Tieffläche (die rechtsseitige obere occipitale) aber nur tangiert. Jetzt konnte die Säge mit Erfolg ihre Aufgabe erfüllen.

Immer noch war zuvor eine Arbeit zu tun. Die transversal geteilten Schädelhälften waren zusammenzuleimen. Die median geteilten Schädelhälften dagegen blieben von einer Zusammenleimung frei; es genügte, die nunmehr wieder vorhandenen

medianen Schädelhälften mit Bindfaden fest aneinander zu schliessen.

So ist denn der Horizontalschnitt mit Erfolg ausgeführt worden.

Wirft man einen Blick auf die Tafeln 5, 6, 7, so gelingt es leicht, über die Lage der einzelnen Schnitte am Schädel und über ihr Verhältnis zu einander sich zu orientieren.

Der Horizontalschnitt h h' beginnt, wie Tafel 5 erkennen lässt, am Aussenbogen des Frontale, 35 mm oberhalb des Nasion der frontale Innenbogen wird vom Schnitte getroffen 33 mm oberhalb des Typhlon. Das kleine Kreuz bei i bezeichnet den auf die Mediane projicierten Tiefpunkt der Fossa frontalis dextra. Die Schnittbahn erreicht in der Occipitalgegend die Oberschuppe in der Höhe des Tiefpunktes der Fossa occipitalis (kleines Kreuz bei i') und gelangt nach aussen bei h', 66 mm oberhalb des Opisthion, 24 mm oberhalb des Inion, ganz in der Nähe des hinteren Punktes der Maximallänge des Schädels (g'), während der zugehörige vordere Punkt die Höhe der Glabella (g) einnimmt.

Die Aussenlänge der Geraden hh', d. i. der Medianlinie des Horizontalschnittes, beträgt 174 mm, die Innenlänge 158 mm.

Die Mediane des Horizontalschnittes hh' schneidet die wichtige Nasion-Inionlinie (ni) in einem sehr spitzen Winkel, der im vorliegenden Fall 4° beträgt. Die zur Nasion-Inionlinie kleine Parallele ni' ist nahe der Mitte der hh'-Linie auf diese eingetragen und der betreffende Winkel verzeichnet.

Welches ist der Winkel, in welchem die Horizontalschnittmediane hh' gegen die ebenfalls wichtige äussere Basallinie nb geneigt ist? Die zur äusseren Basallinie parallele Linie nb' findet sich auf Tafel 1 etwas links von der vorher erwähnten Nasion-Inionparallelen; der betreffende Winkel beträgt 13°.

Auch jener Winkel ist auf Tafel 5 zu messen, in welchem die Mediane des Horizontalschnittes zur Medianen des Trans-

versalschnittes geneigt ist. Die Linie str, die Richtung der Sectio transversalis bezeichnend, steht zur Medianen hh' in einem vorn oben offenen Winkel von 95, in einem hinten oben offenen Winkel von 85°. Die eine ist zur anderen, die Sectio horizontalis zur Sectio transversalis also in einem dem rechten sich nähernden Winkel geneigt.

Nicht ohne Vorteil beachtet man auch das Verhältnis beider Schnittrichtungen an der Tafel des Transversalschnittes, 6. Die Ebene des Transversalschnittes ist hier die Ebene der Zeichnung. Die gestrichelte Linie sh gibt die vertikale Höhe an; in welcher die Ebene des Horizontalschnittes die des transversalen durchschneidet. Dieser Punkt ist 56 mm vom Basion entfernt; dieselbe Entfernung ist auch an der Tafel des Medianschnittes messbar. Nicht senkrecht zur Ebene der Tafel 6 durchschneidet die Ebene des Horizontalschnittes die des Transversalschnittes, sondern, wie gesagt, in einem dem rechten sich nur nähernden Winkel von 85 beziehungsweise 95°, etwas oberhalb der maximalen Schädelbreite, so dass also diese vom horizontalen Schnitt nicht getroffen und auf Tafel 3 nicht sichtbar wird; denn sie liegt etwas tiefer als die Ebene des Horizontalschnittes.

So sind wir nunmehr zur Betrachtung der Tafel 7 des Horizontalschnittes selbst gelangt. Die Linie str ist jene, welche der Durchschneidung der transversalen Schnittebene durch die horizontale entspricht.

2. Untersuchung des Horizontalschnittes. Tafel 7.

Der Auffindung der wahren Medianen stellen sich hier, wie es schon am Transversalschnitte geschah, gewisse Schwierigkeiten entgegen. Zwar scheint die Gegenwart der mit einem Sulcus sagittalis ausgestatteten und schön symmetrisch geformten Crista frontalis (interna) im frontalen Gebiet alles an die Hand zu

geben, was zur Feststellung der Medianen wünschenswert ist. Aber sie weicht, wenn wir den Schädel selbst betrachten, deutlich etwas nach links ab, gleich der Crista galli, welche sogar etwas auf die linke Seite hinübergebogen ist. Schwieriger liegen die Dinge im occipitalen Gebiet. Zwar die Crista occipitalis interna (auf der Tafel nicht enthalten) nimmt, mit Rücksicht auf die Längsachse des Foramen magnum, auf den Clivus und das Keilbein, eine anscheinend ganz mediane Lage ein. Dagegen liegt der Gipfel der Protuberantia occipitalis interna ganz unsymmetrisch, ist auf die rechte Seite hinübergerückt, 4 mm von der vermutlichen Medianebene entfernt und wird von dem Schnitt gar nicht getroffen. Dies hängt damit zusammen, dass der Sulcus sagittalis mit seiner Hauptbahn sich in den Sulcus transversus dexter fortsetzt; nur eine kleine, aber deutlich sichtbare Nebenbahn des Sulcus sagittalis geht in den Sulcus transversus sinister über. 2 cm weiter oben, in der Höhe des horizontalen Schnittes, der auf Tafel 7 abgebildet wurde, sind diese beiden Arme im Querschnitt noch leicht wahrnehmbar (s v). Daher liegt auch die vorspringendste Leiste des oberen Armes der Eminentia cruciata rechts von der Medianen. So verhält es sich in der vorliegenden Figur. Richtet man sich nach der wahrscheinlich median gelegenen Crista occipitalis interna, wie es in der Figur geschah, so entspricht der in der Schnittfläche der Squama occipitalis enthaltene hinterste Teil der gestrichelten Linie 2 am besten den Anforderungen an eine Mediane. Wird sodann der vordere Medianpunkt ein wenig rechts von der Mitte des Sulcus sagittalis cristae frontalis gesucht, so hat man die beiden Bestimmungsorte der wahren Mediane so gut gewählt, als die Verhältnisse es erlauben. Hiernach würde die gestrichelte Linie 2,2 als die wahrscheinliche Mediane zu gelten haben. Die Linie 1,1 dagegen ist die Linie des Schnittes, welcher den Schädel möglichst median zu teilen versuchte, aber etwas neben die Mediane geraten und in der Gegend der Querlinien 11 und

12 zur Kreuzung mit ihr gelangt ist. Wie viel an Schuld im vorliegenden Fall auf einen Mangel der Schnittführung, wie viel auf eine Asymmetrie des Schädelbaues geschoben werden muss, lässt sich nicht angeben. Doch habe ich hier der Linie 2,2 im allgemeinen den Vorzug eingeräumt vor der Schnittlinie 1,1. Lebhaft wird man hier wieder an die Notwendigkeit erinnert, das anatomische Instrumentarium mit einer allen Ansprüchen der Einstellung und Schnittführung entsprechenden Sägemaschine zu bereichern.

Die Länge der Aussenmediane beträgt 173,5 mm.

Werden, senkrecht zur Mediane, Tangenten zu den Spitzen der frontalen und occipitalen Crista gezogen, wie es durch die Querlinien 8 und 15 geschah, und wird jetzt die gerade Entfernung beider Linien gemessen, so erhält man als Länge der Innenmediane den Betrag von 154 mm.

Längenunterschied der Aussen- und Innenmediane = 173,5 — 154 = 19,5 mm. Um jetzt die frontalen und oberen occipitalen Tiefpunkte der Schädelhöhle, vielmehr ihrer linken und rechten Hälfte, zu bestimmen, sind vordere und hintere Tangenten gezogen worden, welche durch die voneinander unabhängigen Linien 6 und 7, 16 und 17 gegeben werden. Sie alle stehen senkrecht zur gestrichelten Mediane.

So erhält man zwei vordere und zwei hintere Tiefpunkte: die beiden Endoprosthia, auf welche die Buchstaben p,p′ hinweisen, und die beiden Endoeschata, die durch die Buchstaben e,e′ bezeichnet werden. Am Schnitt kann also leichter als Punkt gewonnen werden, was bei der Messung ohne Schnitt immer als kleinere oder grössere Fläche sich darstellen muss.

Das Endoprosthion sinistrum ist 7, das Endoprosthion dextrum 8 mm von der Medianen entfernt; 15 mm ist der gegenseitige Abstand. Das Endoprosthion sinistrum liegt deutlich etwas weiter nach vorn als das dextrum.

Wenden wir uns zu den Endoeschata, so liegt das der linken Seite merkbar weiter hinten als das der rechten. Das linke ist 12, das rechte 13 mm von der Medianen entfernt; ihr gegenseitiger Abstand beträgt 25 mm.

Unterschied im Abstand der beiden vorderen und hinteren Tiefpunkte = 25 — 15 = 10 mm. Wie weit ist der linke vordere Tiefpunkt vom linken hinteren Tiefpunkte entfernt? Der gerade Abstand = 162 mm. Die beiden rechtsseitigen Tiefpunkte dagegen sind 160,5 mm voneinander entfernt.

Schon oben wurde bemerkt, dass das hintere rechtsseitige Tieffeld vom Schnitt nicht in der Mitte getroffen, sondern nur vom unteren Rande gestreift wurde. Der Mittelpunkt dieses Tieffeldes liegt 4 mm höher, scheitelwärts. Berücksichtigt man diesen Umstand, so rückt das eigentliche Endoeschaton etwas in die Höhe und ein wenig weiter nach hinten, so dass dadurch eine völlige Ausgleichung der Längen wahrscheinlich gemacht wird.

An einer Anzahl von ebenso hergestellten Horizontalschnitten anderer Schädel habe ich nach und nach das Verhalten der frontalen und occipitalen Tiefpunkte geprüft und im wesentlichen überall den gleichen Typus, aber bedeutende Varietäten und Asymmetrien vorgefunden. In der Mehrzahl der bisher von mir beobachteten Fälle sind die Endoeschata weiter voneinander entfernt, als die Endoprosthia, aber es kam auch das Gegenteil zur Beobachtung.

An einem sehr breiten Schädel (157 Aussenbreite, 147 Innenbreite) beträgt die gegenseitige Entfernung der beiden Endoprosthien 28 mm, die der beiden Endoeschaten ebensoviel.

An dem sehr schmalen Schädel eines Kaffern (122,5 Aussenbreite, 118 Innenbreite) ist der gegenseitige Abstand der beiden vorderen Tiefpunkte 17 bis 18 mm, während die Entfernung der beiden hinteren Tiefpunkte 29,5 mm beträgt.

An einem sehr massiv gebauten und zugleich grossen Schädel (Gewicht ohne Unterkiefer 1088 g) ist der gegenseitige Abstand der vorderen Tiefpunkte 28, der der hinteren Tiefpunkte 26 mm. Dabei liegen die vorderen Tiefpunkte 7 mm tiefer als die Ebene der Crista frontalis (interna), während die hinteren Tiefpunkte 8 und 9 mm tiefer liegen als die Ebene des Crus superius eminentiae cruciatae.

An einem vierten, schön gebauten Schädel mit besonders guter Symmetrie sind die vorderen Tiefpunkte 28 bis 29, die hinteren 19 mm voneinander entfernt. Dabei liegen die vorderen Tiefpunkte 8,5 und 8 mm tiefer als die Ebene der Crista frontalis, die hinteren Tiefpunkte 4,0 mm tiefer als die Ebene der hinteren Crista.

An einem fünften Schädel mit Sutura frontalis und dünner Wandung sind die beiden vorderen Tiefpunkte 21 mm voneinander entfernt und liegen etwas unsymmetrisch zur Sutura frontalis; die hinteren Tiefpunkte dagegen sind noch mehr unsymmetrisch gelagert als die vorderen (infolge des Sulcus venosus dexter) und stehen 31 mm voneinander ab. Die vorderen Tiefpunkte liegen nur 2 mm tiefer als die Ebene der Crista frontalis; während die hinteren Tiefpunkte 4,5 mm tiefer liegen als die Ebene der hinteren Crista. Der Schädel gehört zu den breiten, denn er hat 147 mm Aussenbreite, 140 mm Innenbreite.

Hieraus ergibt sich schon, welch bedeutende Schwankungen in der gegenseitigen Entfernung der Tiefpunkte und ihrer Tieflage gegenüber der Ebene der Cristae medianae vorhanden sind.

Mit der Schilderung der Endoprosthia und Endoeschata ist das wesentliche Interesse an dem Horizontalschnitt erschöpft. Denn es wurde schon erwähnt, dass die Punkte der grössten temporalen Aussenbreite an dem vorliegenden Schädel nicht in die Ebene des Horizontalschnittes fallen, sondern 4 bis 5 mm tiefer liegen. Das rechtsseitige temporale Tieffeld wird von dem Horizontalschnitt getroffen, das linksseitige dagegen liegt, durch

einen Längswulst (ein Jugum cerebrale) des Parietale bedingt, einen Centimeter tiefer als die Ebene des Horizontalschnittes.

Die beiden mit e u bezeichneten Kreuze zeigen die Gegenden der grössten Aussenbreite an, doch liegt der Mittelpunkt der grössten Aussenbreite, wie schon gesagt, einige Millimeter tiefer. Ganz in diese Gegend fallen auch die Berührungspunkte der Tangenten (tm), welche parallel der Mediane auf den Aussenbögen der Temporalgegend gezogen werden.

Von den Hauptlängsdurchmessern und den Hauptbreitendurchmessern, äusseren und inneren, ist schon berichtet worden. Noch zwei andere Querdurchmesser sind in der Figur der Tafel 7 eingezeichnet, ein frontaler und ein occipitaler, jener an der hinteren Grenze der Frontal-, dieser an der vorderen Grenze der Occipitalgegend. Die Nahtpunkte, innere und äussere, sind nicht streng eingehalten bei Ziehung dieser Linien, sondern nur die Gegenden, um nicht zufälligen und örtlichen kleinen Nahtasymmetrien allzugrossen Einfluss auf die Gestaltung des Bildes zu gewähren; der Formsymmetrie des Schädels ist hiernach mehr Rechnung getragen, als der örtlichen Nahtasymmetrie des Schnittes.

Die den beiderlei Querdurchmessern, den vorderen und hinteren, äusseren und inneren entsprechenden Werte sind als Ganzes, aber auch als auf die Formmediane und auf die mediane Schnittlinie bezogene Hälften angeschrieben worden und können daselbst leicht abgelesen werden. Die eingeklammerten Zahlen bedeuten immer innere Werte. Alle Zahlenreihen beziehen sich auf jene Linien, welchen sie am nächsten stehen.

Nicht vergeblich, so hoffe ich, ist auch der Horizontalschnitt ausgeführt und beschrieben worden. Seiner Betrachtung schliesst sich jetzt eine andere an, welche schon bei der Untersuchung des Medianschnittes hätte stattfinden können, dort aber ihres Inhaltes wegen eher nachteilig empfunden worden

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

l
el
occ.
fossa
1
cerebell.
2
ec
fossa
3
(163)
(161)
171
(158)
163
178
(169)
181
br
3
2
1
ep

wäre. Sie ist daher an diese Stelle verschoben worden, um Zusammengehöriges nicht zu trennen, und handelt von der Schädelhöhlenachse.

IV. Die Achse der Schädelhöhle.

Wenn der Hirnschädel im allgemeinen die Form eines dreiachsigen Ellipsoides besitzt, so ist damit schon erklärt, dass es ihm an Achsen, ähnlich jenem regelmässigen stereometrischen Körper, nicht fehlt. Auch hat man ja seit langer Zeit Längs-, Breiten- und Höhendurchmesser am Schädel unterschieden; jetzt sind zu den äusseren noch ebensoviele innere Durchmesser hinzugetreten.

Eine andere Achse ist die von Huxley angegebene Achse der Schädelbasis. Sie geht vom Basion aus und zieht — ich schreibe es aus dem Gedächtnis nieder, da mir seine bezügliche Schrift augenblicklich nicht zur Hand ist — zum Medianpunkt der Naht zwischen Sphenoidale und Ethmoidale.

In neuerer Zeit ist die sogenannte Hirnachse mehrfach der Gegenstand von Erörterungen gewesen, an welchen besonders W. His, C. Kupffer und W. Neumeister beteiligt gewesen sind; doch ist über das vordere Ende der Hirnachse eine Einigkeit nicht erzielt worden.

Der Hirnachse bis zu einem gewissen Grade verwandt, jedoch nicht allzusehr, ist die der Schädelhöhle angehörige Achse, die Schädelhöhlenachse. Diese entfernte Ähnlichkeit rührt daher, dass das Gehirn in der Schädelhöhle seine Lage hat, welche eben zu seiner Aufnahme bestimmt ist. Wie das Gehirn seiner Grundform nach ein Rohr darstellt, so auch der Hirnschädel. Die Knickung des Rohres in der Sattelgegend verdankt die Schädelbasis dem Gehirn.

Es kommt jetzt darauf an, die Achse des Schädelrohres aufzusuchen. Wie ist hier zu verfahren?

Ich habe zwei Versuche gemacht, die Achse der Schädelhöhle zu bestimmen. Beide sind auf Tafel 9 in ihrem Ergebnis sichtbar. Der Schädel, dessen Medianschnitt hier gezeichnet vorliegt, ist nicht der der Ritterstrasse, sondern stammt aus Halle. Ausser den Linien, die zur Achsenbestimmung der Höhle dienen, ist noch eine Reihe anderer gezeichnet, welche wichtige Längenmasse darstellen, so

die Nasion-Basionlinie, mit 103 mm Länge;

die Linie Typhlon-Basion = 95 mm;

der Winkel zwischen diesen beiden Basallinien = 10°;

die Linie Nasion-Epiinion = 176 mm; an diesem Schädel hat das Epiinion die Rolle des schwächeren, darunter liegenden Inion übernommen, während das Hypoinion bei hi liegt;

die Linie 4, Glabella-Epiinion, = 184 mm;

die Linie 3, Glabella-hervorragendste Stelle der Squama occipitalis, = 186 (160);

die Linie 5, Fossa supraglabellaris-Epiinion, = 181 (165);

die Linie 6, Stirnwölbung-Epiinion, = 184 (159);

die Linie hh', grösste Höhe, auf die äussere Basallinie bezogen, = 137 (126);

die Linie bz, mit dem Zirkel vom Basion aus gesuchte grösste Höhe, = 139 (129);

der Neigungswinkel des Foramen magnum gegen die äussere Basallinie = 23°.

Länge des Foramen magnum = 40 mm.

Die übrigen Linien, aber auch bereits die Basion-Opisthionlinie, beziehen sich auf die Ermittelung der Schädelhöhlenachse.

Der erste Versuch, sie zu ermitteln, ist folgender.

Von der Linie Basion-Opisthion wurde die Mitte gesucht und durch einen Punkt markiert. Eine Anzahl anderer Linien musste noch von der Basis aus zum Gewölbe gezogen, ihre Mitte aufgesucht und alle Mittelpunkte durch eine gebogene

oder durch gerade Linien miteinander verbunden werden. So war zu einer gebogenen oder gebrochenen Linie zu gelangen, welche die gesuchte Schädelhöhlenachse darstellte.

Zuerst wählte ich folgende Linien:

Von der Sattellehne (Ephippion, e) zur Protuberantia occipitalis interna (Confluens, c);

von der Sattellehne zum Endolambda (l);

von der Sattellehne zum Endobregma (br);

vorderer Endpunkt (Typhlon, t).

Nun wurden alle Mittelpunkte dieser Geraden durch eine Bogenlinie miteinander in Verbindung gesetzt und die Schädelhöhlenachse des ersten Versuchs lag vor. Die bezüglichen Mittelpunkte sind folgende: o′, c′, l′, br′; t bezeichnet das vordere Ende. Die Achsenlinie at hat eine Länge von 190 mm, durchzieht die Höhle median etwa in der Mitte ihrer Höhe und ähnelt dem Scheitelteil einer Parabel.

Bald aber stiegen mir Zweifel auf über die Berechtigung, die mittleren Linien sämtlich von der Sattellehne ausgehen zu lassen, obwohl die Sattellehne, embryologisch genommen, ein sehr wichtiges Knochenstück ist. Ich zog daher vor, in einem zweiten Versuch andere Ausgangspunkte an der Schädelbasis auszuwählen; nur die beiden Grenzpunkte blieben bestehen; die anderen sind osteogenetische Grenzpunkte der basalen Knochen.

Erste Linie: Basion-Opisthion; Länge 40 mm;

Zweite Linie: Occipitosphenoidalpunkt-Confluens; Länge 82

Dritte Linie: Intersphenoidaler Punkt (Tuberculum sellae, ts); Endolambda; Länge = 110;

Vierte Linie: Spheno-Ethmoidalpunkt (sfe)-Endobregma-Länge = 83.

Endpunkt: Typhlon (t).

Wiederum wurden die Mitten der vier basi-fornikalen Linien mit Punkten markiert und durch eine gebogene Linie mitein-

ander in Verbindung gesetzt, welche am Typhlon ihr Ende erreichte.

Diese Linie, a t', 185 mm lang, durchzieht die Höhle ebenfalls median und etwa längs der Mitte der Höhlenhöhe, ähnelt mehr dem spitzen Ende einer Ellipse und scheint mir den Vorzug zu verdienen vor der ersterwähnten. Die innere Zugehörigkeit der frontalen Punkte zu den basalen soll mit diesem Versuche nicht behauptet werden. Aber die Aneinanderreihung, wie sie geschah, ergab sich von selbst und erfüllt vorläufig ein Bedürfnis.

Ob als vorderer Endpunkt der Schädelhöhlenachse das Typhlon gelten dürfe, unterliegt dem Zweifel; es erscheint mir als der einfachste der sich darbietenden Punkte.

Niemand aber dürfte verneinen, dass die Aufstellung einer Schädelhöhlenachse an menschlichen und tierischen Schädeln die Rohrform des Gewölbes sehr bestimmt zur Anschauung bringe.

An kurzen und langen Schädeln nimmt ihre Länge und Biegung natürlich eine andere Form an; jeder Schädel hat schliesslich seine individuelle Achse, ohne dass dadurch Typen von Schädelhöhlenachsen ausgeschlossen wären.

Am Medianschnitt eines Schädels lassen sich, wie es ähnlich an Präparaten des Beckens geschieht, leicht sowohl die basi-fornikalen Linien in Form dünner Drähte anbringen, als auch die Achse selbst durch einen Draht sichtbar gemacht werden kann.

Nicht notwendig müssen die Mittelpunkte der basi-fornikalen Linien durch eine Kurve miteinander verbunden werden; es genügen gerade Linien; doch liegt es, im Angesichte des Schädelgewölbes näher, eine Kurve zu ziehen.

V. Innere Abstände.

Schon oben ist die Notwendigkeit betont worden, die Abstände gewisser Punkte der inneren Oberfläche des Schädels zu

messen, nachdem einmal die Schädelhöhle eröffnet worden ist. Von vielen solchen Innenpunkten des Schädels der Ritterstrasse sind die gegenseitigen Abstände im Verlauf der Darstellung bereits angegeben worden. Mehrere andere, die auch nicht auf den Tafeln enthalten sind, fehlen noch und sollen hier Erwähnung finden.

1. Abstand des Typhlon (Foramen coecum) vom Foramen opticum sinistrum und dextrum = 39 mm; der vordere Rand des Foramen opticum ist als hinterer Endpunkt der Messung gewählt.
2. Abstand der beiden Foramina optica voneinander = 25 mm; die lateralen Ränder der Foramina optica bilden die Endpunkte.
3. Abstand des Foramen opticum vom Foramen ovale, links = 24, rechts = 26 mm; der laterale Rand des Foramen opticum, der vordere Rand des Foramen ovale bilden die Grenzen.
4. Abstand der Spitze der Pyramide des Temporale vom Mittelpunkt des Tuberculum sellae = 22 mm jederseits.
5. Abstand des Foramen opticum vom Hiatus canalis facialis = 35 mm jederseits; der hintere laterale Rand des Foramen opticum dient als Ausgangsstelle.
6. Abstand des Foramen opticum vom Porus acusticus internus = 41 mm links, 43 mm rechts; die hinteren Ränder beider Foramina bilden die Grenzen.
7. Abstand des Foramen opticum vom Canalis hypoglossi = 47 mm auf jeder Seite. Der hintere Rand des Foramen opticum, der vordere des Canalis hypoglossi bilden die Grenzen.
8. Abstand des Foramen opticum vom Foramen jugulare = 53 mm auf jeder Seite. Die Grenzen sind die hinteren Ränder beider Foramina.

9. Abstand des Foramen opticum vom Basion = 47 mm jederseits. Der hintere Rand des Foramen opticum gibt den vorderen Endpunkt ab.
10. Gegenseitiger Abstand der Spitzen der Processus clinoidei anteriores = 20 mm.
11. Gegenseitiger Abstand der Foramina ovalia = 42 mm. Die medialen Ränder beider Foramina bilden die Grenzen.
12. Gegenseitiger Abstand der Pori acustici interni = 50 mm. Die hinteren Ränder der Pori dienen zum Ansetzen des Zirkels.
13. Gegenseitiger Abstand der Aperturae externae aquaeductus vestibuli = 69 mm.
14. Gegenseitiger Abstand der hinteren lateralen Ränder der Foramina jugularia = 60 mm.
15. Gegenseitiger Abstand der hinteren Ränder der Canales hypoglossi = 29 mm.
16. Gegenseitiger Abstand der inneren Mündungen beider Foramina mastoidea = 101 mm.

VI. Zusammenfassung.

Als wichtigstes und erfreulichstes Ergebnis dieser Untersuchung würde ich es begrüssen, wenn es ihr, im Bunde mit den ihr vorausgehenden Schädeln von Kegel und vom Johannisfriedhof gelingt, eine neue Blüte der Kraniometrie dadurch herbeizuführen, dass die innere Untersuchung des Schädels künftighin als der äusseren gleichwertig betrachtet oder vielmehr beide zusammen als notwendig angesehen werden, um das ganze Bedürfnis zu befriedigen. Erst die beiden Hälften machen das Ganze; keine Hälfte darf sich überheben, das Ganze zu sein.

Nicht in allen Fällen wird es möglich sein, der äusseren Untersuchung die innere folgen zu lassen; in vielen Fällen aber

ist es möglich. Vielleicht wird der Entschluss zur inneren Untersuchung erleichtert durch die Herstellung eines Gipsabgusses des Schädels vor dessen Zerlegung.

In der Regel wird die mediane Eröffnung des Schädels genügen; denn es lassen sich am median eröffneten alle Tiefpunkte der Schädelhöhle bestimmen, alle übrigen Besonderheiten der Wand wahrnehmen. Es lassen sich nach medianer Eröffnung leicht auch Abgüsse der Schädelhöhle herstellen, auf welche, wo es irgend geschehen kann, nie verzichtet werden darf. So habe ich unterdessen von der Höhle des Schädels von Kegel einen vortrefflichen Abguss besorgen lassen, über welchen bei anderer Gelegenheit einiges mitzuteilen sein wird.

Die transversale und horizontale Zerlegung soll indessen nicht ganz ausgeschlossen werden, denn von beiden sind noch mancherlei Aufschlüsse zu erwarten.

Für eine kunstgerechte Zerlegung ist eine Sägemaschine an Stelle der Handsäge dringendes Bedürfnis. Sie muss dazu eingerichtet sein, jede gewünschte Einstellung des Schädels zu gestatten.

Die äussere Untersuchung pflegt naturgemäss sechs Ansichten zu liefern: eine Norma facialis und occipitalis, eine Norma verticalis und basalis, eine Norma lateralis sinistra und dextra.

Durch die Zerlegung des Schädels in den drei Richtungen des Raumes kommen sechs innere Ansichten zu den sechs äusseren, nämlich

eine Norma mediana dextra und sinistra;
eine Norma transversalis anterior und posterior;
eine Norma horizontalis superior und inferior.

Sie alle verdienen ihres reichen Inhaltes wegen bildliche Aufnahmen.

Für die Lösung mancher Fragen der Mechanik, die sich an die Betrachtung des median, transversal und horizontal zerlegten

Schädels knüpfen, sind neue geometrische Studien in hohem Grade wünschenswert. Doch hat schon Hermann Meyer, besonders über die Pathologie des Schädelgewölbes, in seinem Buche „Statik und Mechanik des menschlichen Körpers", bedeutende Gedanken entwickelt: Durch die Last des auf der Wirbelsäule ruhenden Schädels kann der Schädelgrund, im Falle ungenügenden Widerstandes, mehr oder weniger tief in die Schädelhöhle hinaufgetrieben und dadurch eine besondre Form des Gewölbes erzeugt werden. — Die Nähte des Schädels haben nicht sowohl die Aufgabe, die einzelnen Knochen miteinander zu verbinden, als sie voneinander zu trennen.

Bekannt ist der Einfluss zu früh synostosierender Nähte und frühzeitiger Hirnkrankheiten auf die Schädelform.

Wird ein Schädel durch die dreifache Teilung in acht Segmente zerlegt, so ist er nicht unbrauchbar geworden. Je genauer die Zerlegung vollzogen wurde, um so besser können die Segmente durch Leim nach Bedürfnis wieder vereinigt werden, ohne dass ein wichtiger Form- und Substanzverlust stattgefunden hätte. Gerade die maschinelle Zerlegung wird die beste Wiedervereinigung der Segmente ermöglichen.

Der Hirnschädel ist seinem Wesen nach ein im vorderen Teil geschlossenes Rohrstück, durch Ausweitung in Gewölbeform gebracht. Aber auch in seiner fertigen Gestalt ist die Form des in der Sattelgegend geknickten Rohres noch zu erkennen.

An diesem Rohr lässt sich eine innere Achse konstruieren, Schädelhöhlenachse. Deutlicher lässt diese Achse die Rohrform zur Anschauung gelangen, als der Hirnschädel im ganzen.

Die Hirnschädelachse wird in der Weise in den Medianschnitt des Schädels eingezeichnet, dass von bestimmten Punkten der Basis aus gegen bestimmte Punkte des Schädeldaches hin gerade Linien gezogen werden. Die Mitten dieser Linien werden markiert und durch eine Kurve oder durch gerade Linien miteinander verbunden. Diese die Mitte der Höhle in der Median-

ebene durchziehende Linie stellt die Schädelhöhlenachse dar. Sie ist verschieden nach der Form des Schädels, anders beschaffen bei Tieren als beim Menschen; verschieden nach Individualität, Alter, Geschlecht, Rasse.

Die Zusammensetzung des Hirnschädels aus einzelnen Knochen führt dazu, seine verwickelte Gestalt in Form von Vielecken auszudrücken, deren es äussere und innere, solche des Medianschnittes, des Transversal- und des Horizontalschnittes gibt. Sie werden Endvielecke genannt. Die unzählig vielen Punkte des Schädelgewölbes werden auf diese Weise in wenige Hauptpunkte geschieden oder zusammengefasst.

Man kann aber auch von den Nähten des Schädelgewölbes absehen und die Gipfelpunkte der einzelnen Gewölbeknochen zur Konstruktion von äusseren und inneren Vielecken verwenden. Dieses sind Wölbungs- oder Höhenvielecke, denn ihre Ecken sind zwischen den Gipfeln der Wölbungen ausgespannt. Auf ihre wenigen Ecken konzentriert sich jetzt die unendliche Masse aller Punkte des Gewölbes.

End- und Höhenvielecke sind verschieden nach der Form des Schädels: Individualität, Alter, Geschlecht, Rasse, Tierart, Norm und Anomalie sprechen sich in ihnen aus.

Man vergleiche nur die Vielecke des Schädels von Kegel mit jenen des Schädels vom Johannisfriedhof und von der Ritterstrasse, um solche Unterschiede wahrzunehmen. Sehr interessante Bilder geben auch Tierschädel, mit deren Untersuchung ich gegenwärtig beschäftigt bin; über sie wird bei späterer Gelegenheit berichtet werden.

Das mediane äussere und innere Vieleck ist ein unregelmässiges Fünfeck, mit den Ecken am Nasion (Typhlon), Bregma (Endobregma), Lambda (Endolambda), Inion (Endoinion = Confluens), Basion.

Diese Fünfecke werden zu ihrer geometrischen Beherrschung in drei Dreiecke zerlegt, vom Inion und Endoinion aus. So

wird je ein unteres, vorderes und hinteres Dreieck erhalten, deren Flächeninhalt berechnet werden kann, deren Winkel und Seitenlängen bestimmt werden können. Sie sind individuell nach Alter, Geschlecht, Rasse, Tierart verschieden. Ebenso kann es mit dem äusseren und inneren Höhenvieleck geschehen.

Die an dem Aussen- und Innenbogen vorhandenen Krümmungswinkel, die zu berechnenden Krümmungsindices sind beachtungswerte Eigenschaften des Schädelgewölbes; ebenso die zwischen den Krümmungswinkeln liegenden Endwinkel.

Wie an der Aussenfläche des Hirnschädels Aussenwerke vorhanden sind, welche die sonstige Ähnlichkeit mit der Hirnform vermindern, so können an der Innenfläche Innenwerke unterschieden werden, positive und negative. Zu den positiven Innenwerken gehört die Crista frontalis interna, Crista galli, Eminentia cruciata squamae occipitalis; aber sie helfen die Ähnlichkeit der Schädelhöhle mit der Hirnform nicht vermindern, sondern vermehren. Dagegen vermindern diese Ähnlichkeit die negativen Innenwerke: die Sulci venosi.

Die Gegenwart der ansehnlichen medianen Vorsprünge der Innenfläche des Hirnschädels hat zur Folge, dass dessen grösste Innenlänge nicht median gemessen werden kann, sondern paramedian. Denn die Schädelhöhle, aus zwei typisch symmetrischen, in der Wirklichkeit häufig mehr oder weniger asymmetrischen Hälften bestehend, hat nicht in der Medianebene ihre grösste Länge, sondern lateral von ihr.

Der gegenseitige Abstand der beiden frontalen Tiefpunkte des Schädels der Ritterstrasse beträgt 14—15 mm; der gegenseitige Abstand der beiden oberen occipitalen Tiefpunkte = 24 bis 25 mm.

Es giebt nicht immer eine einzige grösste Innenlänge an einem Schädel, sondern deren zwei, eine rechte und eine linke, der häufigen Asymmetrien wegen. Sie lassen sich im Bedürfnisfall zu einer mittleren inneren Länge vereinigen.

Der Unterschied der grössten Innen- und Aussenlänge kann sehr beträchtliche Grade erreichen, bis auf 20, 30 mm und mehr steigen.

Darf man sich bei Bestimmung der Aussenlänge des Schädels an die Medianebene halten? Man hat es bisher allseitig getan, aber die Berechtigung ist bestreitbar.

Wenn lateral von der Mediane, im frontalen und im occipitalen Gebiet, erhabenere Stellen vorhanden sind, als die in der Medianebene gelegenen, dann darf man die grösste Aussenlänge nicht median bestimmen, sondern ist genötigt, sie lateral von der Mediane festzustellen. Warum sollten für die Aussenmessung andere Gesetze gelten als für die Innenmessung? Wie die grösste Innenlänge nur lateral von der Mediane gemessen werden kann, so ist es auch mit der grössten Aussenlänge der Fall, bei allen Schädeln, welche sich durch laterale Erhabenheiten auszeichnen. Bisher war man bestrebt, diese lateralen Erhabenheiten zu vermeiden. Aber man darf sie nicht vermeiden, man muss sie aufsuchen, wenn man die grössten Unterschiede der Aussenform von der Innenform feststellen will. Diese Aufgabe liegt aber vor. Die Arcus superciliares, Tori supraorbitales sind wichtige Besonderheiten der Aussenwand. Die Glabella ist nicht immer der stärkste vordere Vorsprung, sondern häufig ist ein Sulcus glabellaris vorhanden, zu dessen beiden Seiten höhere Teile der Arcus superciliares vorspringen. Im occipitalen Gebiet kommt nicht allzuselten ein Sulcus occipitalis medianus vor, dessen Tiefe mehrere Millimeter betragen kann. Ebenso tief oder tiefer kann der Sulcus glabellaris sein. Durch die Summierung beider Tiefen steigt die Gefahr, in der Medianmessung irrtümliche Werte zu erhalten; aber es genügt schon ein Sulcus glabellaris oder occipitalis für sich allein. Die Aussenform des Schädels besteht eben, wie die innere, gleichfalls aus zwei in der Mediane verbundenen Hälften, die für sich gemessen werden müssen und deren Wesen nicht darin liegt, in der Mediane

sich am reinsten ausgeprägt und für die Messung bequem eingerichtet zu haben. Nicht die Mediane, sondern die lateral von ihr gelegenen beiden Hälften machen den Körper.

Wie würde hiernach bei der Messung zu verfahren sein? Man kann in der Mediane messen, hat aber die Aufgabe, die volle Tiefe des vorhandenen Sulcus glabellaris und occipitalis dem Medianbetrage beizufügen. Dann hat man die grösste Aussenlänge vor sich. Nur diese kann mit der in ähnlicher Weise gewonnenen grössten Innenlänge verglichen werden, während die ungenügende mediane Aussenlänge für sich allein nicht den vollen Vergleichungswert abgeben kann. Längst schon würde dieser Übelstand gefühlt worden sein, wenn nicht die innere Messung bisher allzusehr im Hintergrund verblieben wäre. Alle bisherigen Messungen, welche die mediane Aussenlänge ohne Berücksichtigung der Tiefen des Sulcus glabellaris und occipitalis angeben, können daher vor einer strengeren Prüfung nicht bestehen. Es wird also nichts übrig bleiben, als die Untersuchungen zu wiederholen oder zu ergänzen.

Die Tiefe des Sulcus glabellaris ist leicht zu messen, wenn quer über die zwei höchsten Punkte der Arcus superciliares ein Lineal gelegt wird. Das gleiche gilt für den Sulcus occipitalis medianus. Aber man kann beide Sulci auch mit Ton oder Wachs ausfüllen ganz bis zur Höhe des übergelegten Lineals. Dann lässt sich die mediane Messung auf einmal ausführen.

Zieht man im Horizontalschnitt der Tafel 3 vom äusseren frontalen Medianpunkt je eine gerade Linie zu dem linken und rechten Schnittpunkt der Querlinie str mit dem temporalen Aussenbogen; und zieht man zu denselben Schnittpunkten vom äusseren occipitalen Medianpunkt ebenfalls gerade Linien, so erhält man ein Viereck von rhomboidaler Form, mit frontaler und occipitaler, linker und rechter temporaler Ecke.

Verfährt man ähnlich an dem Transversalschnitt der Tafel 2, d. h. zieht man von dem Punkte h und dem Punkte b jeder-

seits zu den Punkten ss eine gerade Linie, so erhält man wiederum ein Rhomboid, aber von anderer Form. Es ist eine parietale, eine basale, eine linke und rechte temporale Ecke vorhanden. Die temporalen Ecken sind geblieben (in Bezug auf das vorige Rhomboid), aber es ist eine basale und parietale Ecke hinzugekommen.

Vereinigt man in Gedanken oder in einer besonderen Zeichnung beide Rhomboide zu einem Gesamtkörper, so gewinnt man ein körperliches Sechseck, das man sich in Form einer doppelten vierseitigen Pyramide vorstellen kann. Diese Pyramide hat nur zwei symmetrische Ecken, es sind die beiden temporalen. Alle übrigen Ecken sind unsymmetrisch, jede hat etwas Besonderes für sich allein, so die frontale und occipitale, die parietale und die basale. Diese Doppel-Pyramide ist ein extremes Sinnbild der Schädelform, besser als das dreiachsige Ellipsoid, denn in diesem sind drei Symmetrien vorhanden.

Eine Kugel verhält sich günstiger für Raumumschliessung als ein Ellipsoid. Diesen Satz darf man jedoch niemals so verstehen, als ob ein kugelförmiger Schädel, auch wenn er in einer Richtung sich ausdehnte, ohne in den anderen sich zu vermindern, nunmehr einen kleineren Raum umschliessen würde, als zuvor. Er umschliesst selbstverständlich jetzt einen grösseren Raum. Jener Satz gilt nur für gleiche Oberflächen der beiden Körper.

Handelt es sich also um möglichst grosse Raumumschliessung bei kleinster Oberfläche, so geht die Kugel allen anderen Körpern voran. Soll aber grosse Oberfläche erzielt werden, so steht sie allen anderen nach. So bleibt es auch, wenn die beiderlei Oberflächen Falten entwickeln. Tritt man mit dieser Einsicht an das Gehirn heran, bei welchem die graue Substanz der Rinde, also der Oberfläche, eine so grosse Rolle spielt, bei verschiedenen Geschöpfen sich faltet oder nicht, so kann man es für fraglich halten, ob die kugelige Hirnform günstigere Verhältnisse bietet,

als die gestreckte. Für die Unterbringung grauer Substanz wird sie keine günstigeren, sondern ungünstigere Verhältnisse darbieten. Aber man darf die gewaltigen weissen Marklager, die Substanz der Leitungsbahnen, nicht vergessen und nicht zu gering anschlagen. Die weisse Substanz ist teils ein Erzeugnis der grauen Rinde, teils stammt sie von anderen Centren, um mit ihr in Verbindung zu treten. Für beide Substanzen zusammen muss daher immer noch der Satz Geltung haben, eine kugelige Form des Gehirns sei am günstigsten für Aufnahme grössten Inhalts. Ein Gehirn jedoch und ein Schädel, welche ihre kugelige Form verlassen und sich in einer Richtung, z. B. in der Länge weiter ausdehnen, ohne in den anderen Richtungen sich zu verkleinern, sind, wie schon bemerkt, selbstverständlich im Vorteil gegenüber ihrem früheren Zustand.

Ich selbst habe in einer früheren Schrift die von Calori und W. Krause vor Jahren bereits aufgeworfene Frage nach dem Verhältnis des Ellipsoides zur Kugel neuerdings behandelt und füge diese ergänzenden Sätze hier bei, da sie im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gelegen sind.

Wird hierdurch das in einer Richtung vergrösserte, früher kugelförmige Gehirn und der es umschliessende Schädel neuerdings sich ebenso viel in der Breite und Höhe vergrössern, als sie an Länge zunahmen, und dadurch zum zweiten Mal Kugelform gewinnen, so werden sie gegenüber dem vorhergehenden Zustand neuerdings im Vorteil sein.

Die grössten Durchmesser des Schädels der Ritterstrasse sind die folgenden:

Grösste Aussenlänge (Glabella, Oberschuppe), 15—20 mm oberhalb des Inion = 177; mit Einrechnung der in der Messungsrichtung liegenden Tiefe des Sulcus glabellaris = 178;

grösste Aussenbreite = 139;

grösste Aussenhöhe, bezogen auf die äussere Basallinie = 125,5; ohne Beziehungslinie, vom Basion zum Parietale, 30 mm hinter dem Bregma, 127,5.

Grösste Innenlänge (da rechts eine Ausgleichung erfolgt), beiderseits = 162;
grösste Innenbreite = 129,5—130;
grösste Innenhöhe, auf die äussere Basallinie bezogen = 120,5, ohne Beziehungslinie = 122 mm.

Hieraus können alle gewünschten Aussen- und Innenindices berechnet werden.

Dorpat, im Juli 1906.

Zusatz.

Der im IV. Abschnitt dieser Abhandlung behandelten Frage nach der Achse der Schädelhöhle habe ich seitdem unter gleichem Titel eine besondere Studie gewidmet, welche kürzlich im Archiv für Anthropologie (1907, Heft 1) erschienen ist. A. Rauber.

Tafel-Erklärung.

Tafel 5.

Medianschnitt des Schädels. Natürliche Grösse. Rechte Hälfte.

n Nasion; b Basion; g Glabella; t Typhlon = Foramen coecum; et Ethmon = vorderes, paramedianes Ende der Lamina cribrosa des Siebbeins; h, h' = Bahn des Horizontalschnittes der Tafel 3; str, str Bahn des Transversalschnittes der Tafel 2; i frontaler Tiefpunkt der rechten Hälfte der Schädelhöhle, auf die Mediane projiziert; i' oberer occipitaler Tiefpunkt der Schädelhöhle; i'' unterer oder cerebellarer Tiefpunkt der Schädelhöhle; in Inion; hi Hypoinion; fro frontaler Gipfel; br Bregma; pw parietaler Gipfel; l Lambda; gg' Linie der grössten Aussenlänge; ow oberer Occipitalgipfel; o Opisthion; c Confluens s. Endoinion (Protuberantia occipitalis interna); x unterer, pw oberer Punkt der transversalen Schnittlinie; e Ephippion (Dorsum sellae); h'' Höhenlinie, auf die äussere Basallinie nb bezogene b b' verlängerte äussere Basallinie.

s h Bahn der Sectio horizontalis.

Tafel 6.

Transversalschnitt des Schädels, die grösste Höhe und grösste Breite des Schädels durchschneidend.

mm Mediane; h oberer Punkt des Medianschnittes; ht Höhentransversale, den hier vorhandenen Sulcus parietalis medianus überbrückend; Tiefe des Sulcus = 2 mm, Breite = 23 mm; t 11 Tangentiale zur Linie 11 ♯; f' Tangentiale zur Linie f ♯; b' Tangentiale zur Mediane ♯; t Tangentialpunkt der b'-Tangentiale; sm Sectio mediana; sh Sectio horizontalis; ss Sutura squa-

mosa; b Basion; fm vorderer Rand des Foramen magnum; co Condylus occipitalis, Schnittfläche mit schöner Architektur der Spongiosa;

1 = Anschnitt des Porus acusticus internus; 2 = Eminentia arcuata (die inneren Gebilde sind nicht gezeichnet; 3 = Fossa jugularis; 4 = vorderer Teil des Foramen jugulare; 5 = Übergang des Gewölbes in die Basis; 6 = lateraler Abhang des Clivus basilaris; 7 = Anschnitt des Porus acusticus externus; 8 = Anschnitt des Foramen stylomastoideum; 9 = Medianlinie; 10 = Schnittlinie, spitzwinkelig zur Medianen; 11 = Sehne zum Parietalbogen h ss; 11' = Sehne zum parieto-temporalen Gewölbebogen; 12 = obere Querlinie des Gewölbes, 28 bezw. 30 mm unterhalb der Gewölbehöhe; 13 = zweite Querlinie des Gewölbes, 47 bezw. 49 mm unterhalb der Gewölbehöhe; sh Bahn des Horizontalschnittes, 71 bezw. 73 mm unterhalb der Gewölbehöhe; 14 = dritte Querlinie des Gewölbes, Gegend der grössten Innenbreite, 77 bezw. 79 mm unterhalb der Gewölbehöhe; 15 = vierte Querlinie des Gewölbes, 94 bezw. 96 mm unterhalb der Gewölbehöhe.

Tafel 7.

Horizontalschnitt des Schädels, die frontalen und die oberen occipitalen Tiefpunkte der Schädelhöhle durchschneidend.

fp frontaler Pol; op occipitaler Pol; p, p' linkes und rechtes Endoprosthion; sv Sulci venosi; sc Sutura coronalis; st Squama temporalis; tm' Tangente zur Medianen ⌗; eu, eu Gegend der grössten Aussenbreite; str Bahn des Transversalschnittes; sl Sutura lambdoidea; e, e' Endoeschaton sinistrum und dextrum; 1 = Bahn des Medianschnittes, die Mediane spitzwinkelig kreuzend; 2 = Mediane; 3 und 4 = Linien der grössten Innenlängen; 5 = Länge der Innenmedianen; 6 und 7 = Tangenten zum linken und rechten Innenbogen, normal zur Medianen; 8 = Tangente zur Crista frontalis (interna); 9 und 10 = vordere Querlinien des Gewölbes; 11 und 12 = mittlere Querlinien des Gewölbes, Gegend der grössten Breite des Schnittes; 13 und 14 = hintere Querlinien des Gewölbes; 15 = Tangente zur Protuberantia occipitalis interna; 16 und 17 = Tangenten zum linken und rechten Innenbogen; 18 und 18' Tangenten zum frontalen und occipitalen Aussenbogen.

Tafel 8.

Der Schädel der Ritterstrasse, in Form von Vielecken.

Äusseres und inneres Endvieleck hell;

äusseres und inneres Höhen- oder Wölbungsvieleck dunkel, soweit es die Grenzen der Endvielecke überschreitet.

n Nation; t Typhlon = Foramen coecum; et Ethmon = vorderes paramedianes Ende der Lamina cribrosa des Siebbeins; fw und fw′ Ecken des frontalen Gipfels;

pw und pw′ Ecken des parietalen Gipfels; ow und ow′ Ecken des oberen occipitalen Gipfels; uw Ecke des unteren occipitalen Gipfels;

Punkt 1 = Gegend des frontalen Tiefpunktes der Schädelhöhle
„ 2 = „ „ oberen occipitalen „ „ „
„ 3 = „ „ unteren „ „ „ „

br Bregma; l Lambda; i Inion; o Opisthion; b Basion; e Ephippion.

Tafel 9.

Medianschnitt eines Schädels von Halle a. S., 1/1; mit der Achse der Schädelhöhle. Die eingeklammerten Zahlen bedeuten Innenwerte. n Nasion; t Typhlon (Foramen coecum); sf Sinus frontalis; b Basion; o Opisthion; i Inion; ei Epiinion; hi Hypoinion; l Lambda; br Bregma; c Confluens = Endoinion; e Ephippion; cg Crista galli; ts Tuberculum sellae; sfe Spheno-Ethmoidalpunkt; ts Punkt des Sattelknopfes; osf Occipito-Sphenoidalpunkt; tph Tuberculum pharyngeum; h h′ Grösste Höhe, bezogen auf die Basallinie nb; bz mit dem Zirkel am Parietale gesuchte grösste Höhe vom Basion aus; nb′ Tangente zum Aussenbogen des Parietale, # der Linie nb; Bogen at Bahn der zuerst gesuchten Schädelhöhlenachse; Bogen at′ Bahn der verbesserten Schädelhöhlenachse; Linie 1 äussere Basallinie; Linie 2 Nasion-Epiinionlinie; im vorliegenden Schädel ist das Epiinion der Stellvertreter des Inion; Linie 3 grösste mediane Länge; Linie 4 Glabella-Epiinionlinie; Linie 5 Linie zwischen der Fossa supraglabellaris und der Oberschuppe; Linie 6 Stirnwölbung-Epiinion. Winkel bo, bn′ Neigung des Foramen magnum gegen die äussere Basallinie, = 23°; Winkel der äusseren und inneren Basallinie 10°; Punkte a, c′, l′, br′ Mittelpunkte der geraden Linien, zwischen welchen die Achsenlinie hindurchzieht.

Tafel 10.

Paramedianer Schnitt des Schädels der Figur a; frontal ist der paramediane Schnitt 14 mm, occipital 15 mm von der Medianebene entfernt. Er zeigt die obere und untere Grube der Hinterhauptschuppe im Gebiete ihrer grössten Tiefe; was der Medianschnitt, Figur a, nicht vermag. Er zeigt auch den Tiefpunkt der Fossa frontalis; was wiederum der Medianschnitt nicht vermag. ep Endoprosthion; ee Endoeschaton; ec Crus laterale der Eminentia cruciata; Linie ep, ee Linie der grössten Innenlänge 169; zugehörige Aussenlänge 181. Linie 1, Linie der grossten fronto-cerebellaren Innenlänge; Linie 2, Gerade von der mittleren Gegend der Fossa cerebellaris zur Fossa frontalis; Linie 3, Gerade vom unteren Teil der Fossa cerebellaris zur Fossa frontalis; br Bregma; l Lambda.

Aus dem vergleichend-anatomischen Institut zu Freiburg i. Br.

ÜBER EINIGE
BESONDERHEITEN AM PRIMORDIALCRANIUM
VON
LEPIDOSTEUS OSSEUS.

VON

OTTO VEIT,
HALLE A/S.

Mit 12 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde auf Veranlassung und unter steter Leitung von Herrn Professor Gaupp unternommen. Für die liebenswürdige Unterstützung, welche ich stets gefunden habe, sowie für die Überlassung des zur Arbeit nötigen Materials bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Gaupp, zu aufrichtigstem Danke verpflichtet. Ebenfalls möchte ich Herrn Geheimen Hofrat Wiedersheim für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im hiesigen anatomischen Institut meinen Dank aussprechen.

Bei der Bearbeitung des Kopfskelettes von Lepidosteus osseus bin ich in einzelnen Punkten zu Resultaten gekommen, die einer kurzen Mitteilung wohl wert erscheinen mögen. Da unsere jetzige Kenntnis vom Primordialcranium der einzelnen Unterabteilungen der Wirbeltiere immer noch eine recht mangelhafte genannt werden muss, ist wohl jede Mitteilung, welche uns auch nur um ein kleines bereichert, gerechtfertigt. Dass ich mich im folgenden auf den hinteren Teil des Schädels beschränke, findet seine Erklärung in der starken Ausdehnung des vorderen Abschnittes, zu dessen eingehender Bearbeitung mir äusserer Umstände halber die Zeit zunächst nicht zur Verfügung steht. Aus diesem Grunde muss ich ausdrücklich betonen, dass ich das in folgenden Zeilen Niedergelegte nur als

ein vorläufiges Resultat betrachtet wissen möchte, da man sich auch ein abschliessendes Urteil über die hier vorliegenden interessanten Verhältnisse erst durch weitere entwickelungsgeschichtliche Untersuchung bilden können wird.

Die bisherigen Angaben, welche das Kopfskelett von Lepidosteus osseus betreffen, sind zumeist als kurze Notizen über einzelne Besonderheiten in andere Arbeiten eingestreut (Gegenbaur, 1887; Sagemehl, 1891; Sewertzoff, 1895; Fürbringer, 1897)[1]. Nur zwei Abhandlungen beschäftigen sich speciell mit Lepidosteus osseus. Die eine rührt von Parker (1882) her und behandelt die Entwickelung des gesamten Kopfskelettes von Lepidosteus. Wenn man die nach unseren jetzigen Auffassungen mangelhafte Technik bedenkt, über welche Parker nur verfügt hat, wird es nicht weiter befremden, dass meine Befunde in vielen Punkten von denen Parkers abweichen. Zweitens beschäftigt sich Schreiner (1902) eingehender mit Lepidosteus osseus; er hat sich aber auf die Occipitalregion vollkommen beschränkt und behandelt ausser dem erwachsenen Tiere nur ganz junge Stadien, die für mich zur Zeit erst in zweiter Linie Interesse haben, vom Standpunkt der Frage der Wirbelassimilation aus. Für die Vergleichung waren mir dann neben den bekannten Arbeiten von Sagemehl (1887—1891) über verschiedene Teleostierschädel noch ganz besonders die sehr exakten und mit ausgezeichneten Abbildungen versehenen Arbeiten von E. Ph. Allis (1897 und 1903) über den gesamten Kopf von Amia calva und Scomber scomber wichtig.

Für vorliegende Untersuchung wurde mir von Herrn Professor Gaupp ein junges Exemplar des Lepidosteus osseus von einer Gesamtlänge von 15 cm zur Verfügung gestellt. Es wurde eine Querschnittserie hergestellt und nach der Plattenmodelliermethode das Cranium rekonstruiert. Zur Kontrolle dienten mir

1) Siehe das Litteraturverzeichnis am Schlusse der Arbeit.

mehrere nur wenig ältere Exemplare von Lepidosteus platystomus; da dieselben mir aber erst kürzlich zugegangen sind und prinzipielle Verschiedenheiten sich nicht an ihnen finden, werde ich mich vorzugsweise an Lepidosteus osseus halten.

Für den Schädel von Lepidosteus osseus ist die ganz gewaltige Verlängerung seines vorderen Abschnittes charakteristisch. Auch das primordiale Neurocranium ist an dieser Verlängerung beteiligt, indem nämlich das Septum interorbitale et nasi sich bis an die Schnauzenspitze ausdehnt, die Mundspalte sogar nach vorn überragt. Der das Gehirn bergende und demnach ein Cavum cranii umschliessende Abschnitt des Schädels wird nur durch die Occipital-, Otical- und einen relativ kleinen Teil der Orbitotemporalregion gebildet und tritt somit bei der Betrachtung des Gesamtschädels sehr in den Hintergrund. Das Chondrocranium selbst ist sehr vollständig und zeigt nur wenige grössere Lückenbildungen, besonders muss betont werden, dass das Septum interorbitale et nasi keine Fenestrationen aufweist. Die Ossificationen des mir vorliegenden Stadiums sind zumeist nur perichondraler Natur und haben auf die Gesamtconfiguration nur geringen Einfluss. Aus Parkers Beschreibung des erwachsenen Tieres geht hervor, dass das Knorpelcranium später zwar vollständiger verknöchert, doch immer noch in ausgedehntem Masse erhalten bleibt. Die specielle Beschreibung des Schädels geschieht demnach am besten unter Zugrundelegung der bekannten Einteilung in Regionen.

Betrachten wir den cerebralen Abschnitt des Neurocraniums, auf welchen ich mich in dieser Mitteilung beschränken will, so erinnert nach Entfernung der Deckknochen die Form noch am meisten an den Teleostierschädel. Sehr rasch verbreitert sich vom Interorbitalseptum caudalwärts der Schädel, um in der Labyrinthregion in der Nähe der Hyomandibularpfanne seinen grössten Querdurchmesser zu erreichen und dann in der Occipitalregion wieder zur Breite der Wirbelsäule herabzusinken.

Auch der Höhendurchmesser des Craniums nimmt nach vorn und hinten stark ab, doch kommt es nicht zur Ausbildung einer wirklichen Hinterfläche des Schädels, da die Occipitalregion bei geringer Höhe und Breite noch eine ganz beträchtliche sagittale Ausdehnung besitzt.

Regio occipitalis.

Man kann bei der Beschreibung der Regio occipitalis (Fig. 1—4) zweckmässig vier Abschnitte unterscheiden: den Boden, die aufsteigenden Seitenwände und das Schädeldach. Die Region ist bereits zum grössten Teil verknöchert, und zwar lassen sich drei gesonderte Knochenterritorien unterscheiden: ein hinteres unpaares und zwei vordere paarige. Das hintere unpaare wird gewöhnlich als Basioccipitale bezeichnet, beschränkt sich aber nicht auf die Basis cranii, sondern dehnt sich auch auf die Seitenteile, ja sogar auf das Dach des hinteren Teiles der Region aus. Die beiden paarigen Verknöcherungen sind als Pleurooccipitalia (Occipitalia lateralia) zu bezeichnen; sie nehmen nur einen Teil der Seitenwand und des Daches der vorderen Hälfte der Region ein. Ich sehe im nachfolgenden zunächst von der genaueren Ausdehnung der Ossificationen ab und beschreibe die Region rein in ihren Formverhältnissen.

Der hintere Abschnitt des Bodens entspricht in seiner Dicke der Höhe eines Wirbelkörpers und zeigt auch den charakteristischen Bau eines solchen. Eine tiefe Gelenkpfanne dient zur Artikulation mit dem ersten freien Wirbel; doch ist nur ein kleiner centraler Abschnitt der Pfanne als Gelenkfläche überknorpelt, im übrigen geschieht die Verbindung mit dem Wirbel durch lockere Bandmassen. Die Chorda tritt aus dem ersten Wirbel in die Schädelbasis über und verläuft durch die ganze Occipitalregion, allmählich nach vorn zu sich verjüngend; sie durchsetzt auch noch den hinteren Teil der Labyrinthregion.

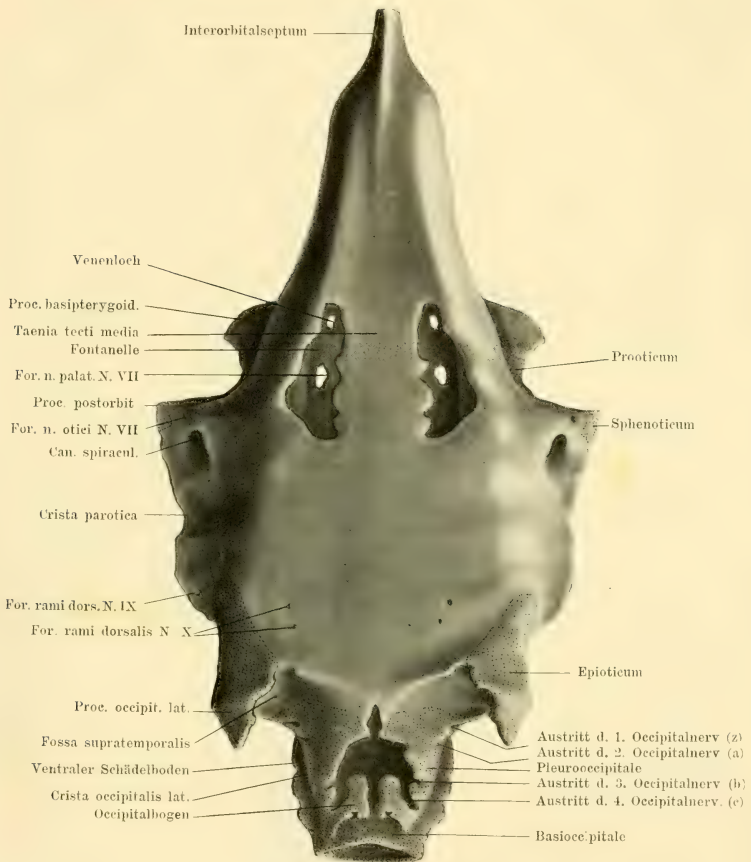


Fig. 1.

Dorsalansicht des Primordialcranium von Lepidosteus osseus nach bei $33\frac{1}{3}$ fach. Vergrösserung hergestelltem Plattenmodell. Gesamtlänge des Tieres 14,9 cm; Abbildung auf $\frac{1}{3}$ des Modells verkleinert, Knochen punktiert.

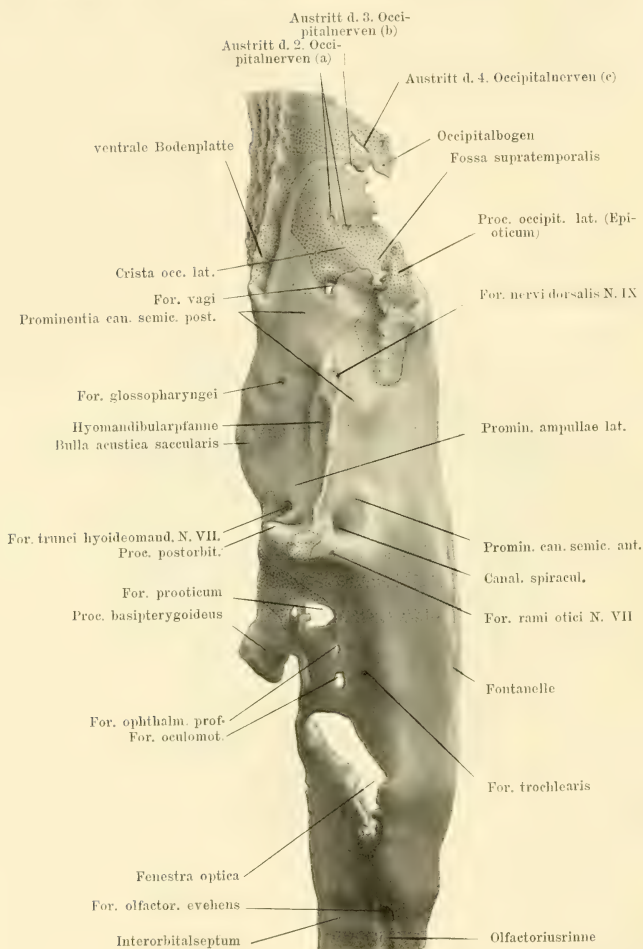


Fig. 2.

Lateralansicht des Primordialcranium von Lepidosteus osseus nach Plattenmodellreconstruktion. Vergrösserung 11 : 1.

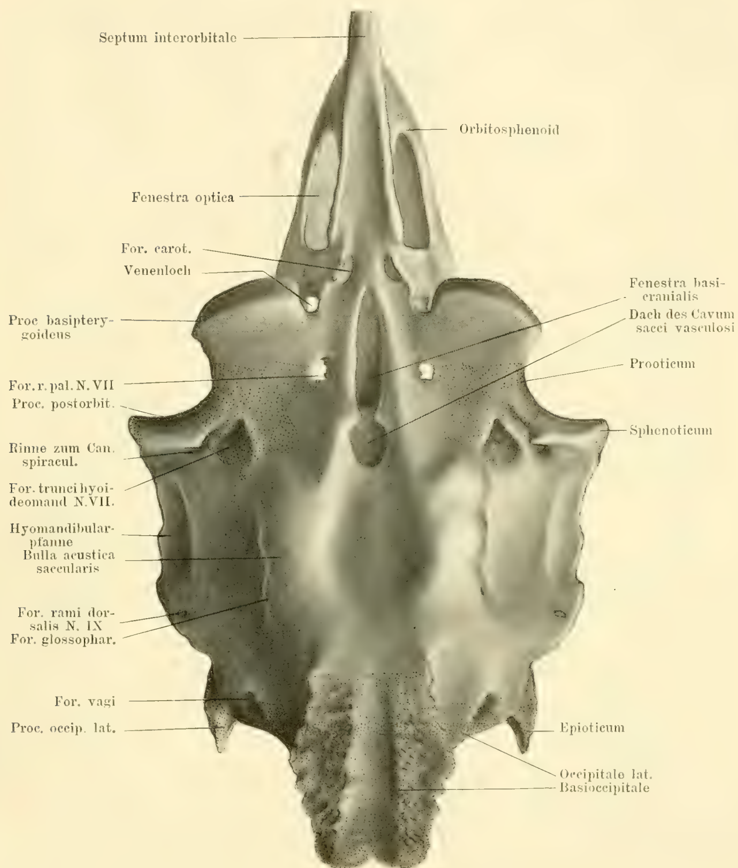


Fig. 3.

Ventralansicht des Primordialcranium von Lepidosteus osseus nach Plattenmodell-rekonstruktion. Vergrösserung 11 : 1.

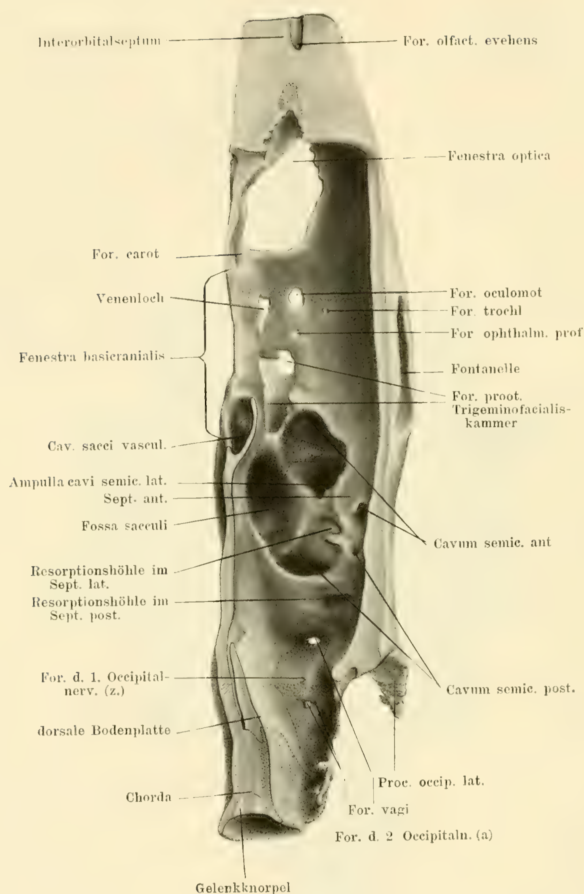


Fig. 4.

Innenansicht des median durchschnittenen Primordialcranium von Lepidosteus osseus nach Plattenmodellrekonstruktion. Vergrösserung 11 : 1.

Neben der Chorda erkennt man in der Knochenhülle des Basioccipitale die parachordalen Knorpelbalken (Fig. 7 und 8) zumeist noch deutlich wieder; nur im caudalen Endabschnitte sind sie schon der Resorption anheimgefallen, und nehmen grosse Markräume (Fig. 6) ihre Stelle ein. Weiter vorn in der Höhe des zweiten Spinooccipitalnerven — das vorliegende Stadium zeigt wie das erwachsene Tier fünf Paar Spinooccipitalnerven — schiebt sich über den eigentlichen Schädelboden, wie ihn das von der Chorda durchsetzte Basioccipitale darstellt, von beiden Seiten her je eine horizontale Knorpellamelle herüber, welche den Schädelboden von der Begrenzung des Cavum cranii vollkommen ausschliesst (Fig. 4 und 7). Diese Knorpellamellen verknöchern später als sogenannte Horizontalplatten der Pleurooccipitalia. Es besteht somit hier eine Strecke weit ein doppelter Boden des Schädels: ein ventraler — die eigentliche Schädelbasis, und ein dorsaler — der Boden des Cavum cranii. Dabei hängt der ventrale Schädelboden hier nicht mit der Schädelseitenwand zusammen, sondern springt ohne selbst an transversalem Durchmesser zuzunehmen nach aussen jederseits mit freien breiten Platten vor (Fig. 7). So entsteht ein von einer Seite zur andern durchgehender, aber sehr flacher, jederseits nach aussen offener Spaltraum zwischen Schädelbasis und Boden des Cavum cranii, welcher nur von wenigem Bindegewebe ausgefüllt wird. In der Höhe des Vagusaustrittes weichen die Horizontalplatten wieder auseinander und nimmt der allmählich stark abgeflachte, jetzt rein knorpelige Schädelboden wieder an der Begrenzung des Cavum cranii teil. (Vergleiche über diese Besonderheiten speciell Figur 5—8). Der mediane Teil des Bodens wird hier nur von der Chorda gebildet, der die Parachordalia rein seitlich anliegen.

Der Boden des Cavum cranii der Occipitalregion ist nicht flach, sondern besonders deutlich in den caudalen Partien ausgehöhlt, so dass ein allmählicher Übergang in die Seiten-

wände der Region stattfindet. Diese letzteren lassen zwei Abschnitte unterscheiden (Fig. 1 und 2). Ein hinterer Teil von

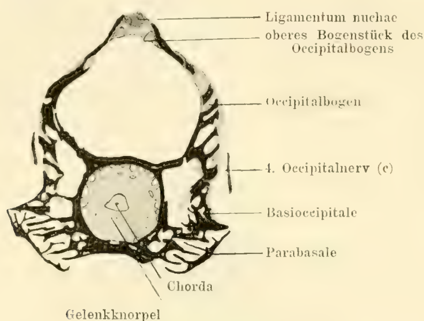


Fig. 5.

Querschnitt in der Höhe des Occipitalbogenhinterrandes 20 : 1. Die Querschnitte sind sämtlich aus einer Serie von Lepidosteus osseus. Gesamtlänge des Tieres 14,9 cm.

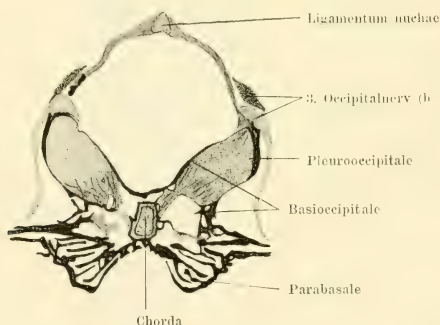


Fig. 6.

Querschnitt in der Höhe des 3. Occipitalnerven. 20 : 1.

nur geringer sagittaler Ausdehnung steigt bogenförmig am lateralen Umfang des Gehirns in die Höhe, wendet sich oben medialwärts und erreicht fast die Mittellinie resp. berührt fast

den entsprechenden Teil der anderen Seite. Es ist dies der gewöhnlich als „Occipitalbogen“ beschriebene Bezirk. Indes

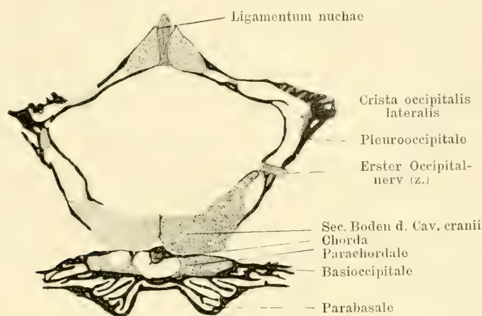


Fig. 7.
Querschnitt in der Höhe des ersten Occipitalnervenaustrittes. 20 : 1.

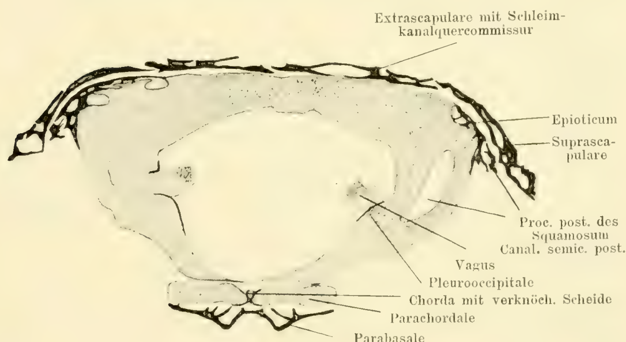


Fig. 8.
Querschnitt in der Höhe des Vorderrandes des Foramen nervi vagi. 15 : 1.

ist diese Bezeichnung nicht dahin aufzufassen, dass man in dem Occipitalbogen das Homologon eines Wirbelbogens zu sehen hat, da er, wie Schreiner gezeigt hat, aus zwei dorsalen Bogen entsteht. Auch ist der Occipitalbogen nicht der

einzige Abschnitt, der auf diesen Namen Anspruch erheben kann, da auch der vor ihm gelegene Teil der occipitalen Seitenwand aus der Concrescenz von mindestens zwei Bogen hervorgegangen ist. Vor dem „Occipitalbogen“ und von ihm durch eine tief ventral eindringende Spalte getrennt folgt der vordere ausgedehntere Teil der occipitalen Seitenwand, der, wie eben schon bemerkt, nach Schreiner aus der Concrescenz mehrerer Wirbelanlagen entstanden zu denken ist (von denen allerdings nur die hinterste direkt erkennbar ist). Seine Höhe nimmt von hinten nach vorn zu, aber erst dicht hinter der Labyrinthregion kommt es durch dorsale Vereinigung mit der anderen Seite zur Bildung eines wirklichen Daches (Fig. 1). Die ganze occipitale Seitenwand macht in diesem Stadium noch einen sehr unvollständigen Eindruck durch ihre zackigen, buchtenreichen freien Ränder sowie dadurch, dass die Spinooccipitalnerven mit ihren dorsalen Wurzeln zum Teil nicht, wie beim erwachsenen Tiere, durch sie hindurch, sondern über ihren freien dorsalen Rand verlaufen. Die Seitenwände sitzen dem Boden breit auf, resp. gehen mit breiter Basis aus ihm hervor. Sie weichen nach dorso-lateral auseinander, um dann in der Höhe des Austritts der Nerven nach medial umzubiegen, so dass die ventralen Wurzeln und der Vagus durch die untere, die dorsalen Wurzeln durch die obere Hälfte austreten. Die untere Hälfte der Seitenwand sieht demnach nach ventro-lateral, die obere nach dorsolateral. Im Bereich des Occipitalbogens ist diese Richtungsänderung der Seitenwand ein allmähliches Umbiegen; am vorderen Abschnitte, am ausgesprochensten in der Höhe des Foramen nervi vagi, ist sie vielmehr ein spitzwinkeliges Umknicken, so dass eine scharfe Kante — Crista occipitalis lateralis — entsteht, die sich abflachend auf das Dach der Labyrinthregion ausstrahlt (Fig. 1 und 2). Der Querschnitt des Cavum cranii erscheint dadurch fünfeckig (Fig. 7), respective vorn, wo ein wirkliches Tectum occipitale besteht, sechseckig.

Der Occipitalbogen erhebt sich als dünner Knochenbogen mit innerer knorpeliger Grundlage an seiner Wurzel auf der Schädelbasis. Seine Zusammensetzung aus zwei dorsalen Wirbelbogen, welche durch die Entwickelungsgeschichte nachgewiesen ist (Schreiner), lässt er noch jetzt in seinem Aufbau und im Verhalten der Nerven erkennen. In seinem dorsalen, medialen Abschnitt sind nämlich knorpelige „obere Bogenstücke“ (Fig. 5) nachweisbar, wie sie in ganz entsprechender Weise den Wirbelbogen zukommen. Je eines liegt dem medialen Umfange des hinteren Teiles des Occipitalbogens an; für die vordere Hälfte besteht nur links ein solches Knorpelstück, während das rechtsseitige dem zur Reconstruktion verwendeten Exemplare fehlt. Der Bogen ist dorsal nicht kontinuierlich geschlossen, sondern die beiden Hälften legen sich nur sehr eng aneinander, doch so, dass ein deutlicher medianer Spalt bestehen bleibt. Nach caudal fällt der Hinterrand des Occipitalbogens schräg ab, so dass das Foramen occipitale magnum in eine von caudoventral nach dorsoapical aufsteigende Ebene zu liegen kommt (Fig. 2). Nach vorn fällt der Bogen ebenfalls sehr deutlich ab. Der vor ihm gelegene Teil der Seitenwand gelangt allmählich ansteigend, wie vorher bemerkt, gegen die Labyrinthregion zu dorsalem Zusammenschluss mit dem der anderen Seite.

Diese dorsal geschlossene Partie legt sich vorn der Labyrinthregion an und geht ohne scharfe Grenze in sie über. Für den hinteren Abschnitt dieses Teiles der Seitenwand, dem auch der caudale Rand des Daches zuzurechnen wäre, ist ontogenetisch ebenfalls die Homologie mit einem Wirbelbogen nachgewiesen (Schreiner), wovon sich auch in dem vorliegenden Stadium noch Andeutungen finden. Diese Homologie wird erstens in dem Verhalten der Nerven ausgedrückt, zweitens in der Anordnung der dorsalen Knorpelteile an eben diesem Dachbezirke, welche eine ganz ähnliche ist, wie sie für den Occipitalbogen beschrieben wurde. Die Verschmelzung der hier knorpeligen

Partien geschieht unter Bildung eines kurzen, blinden Kanals, der von hinten her in das Dach eindringt, und in dem das Ligamentum nuchae endet (Fig. 4 und 7). In diesem vorderen Abschnitte der Occipitalregion nimmt der transversale Durchmesser des Schädels ganz beträchtlich zu; die untere Hälfte der Seitenwand unterhalb der Crista occipitalis lateralis schaut dadurch nach ventrolateral und hinten, die obere, welche vorn continuierlich in das Dach übergeht, nach dorsolateral und hinten. Die untere Hälfte oder eigentliche Seitenwand weist keine weiteren Besonderheiten auf. Die obere oder Dachhälfte dagegen bildet den Grund einer flachen, nach laterocaudal offenen Grube, welche vom Extrascapulare und Processus occipitalis lateralis des Epioticum sehr unvollständig dorsal bedeckt wird (Fig. 1). Diese Bildung ist die Supratemporalgrube (Allis), in welcher eine vordere Zacke des dorsalen Längsmuskels des Rumpfes zur Insertion gelangt. Eine eigentliche Temporalgrube fehlt. Die Supratemporalgrube bedingt auch jederseits eine nach innen etwas vorspringende Prominenz an der Decke des Cavum cranii. Ausserdem gewinnt die Kuppe des Canalis semicircularis posterior Beziehungen zu den vordersten Teilen der Seitenwand und der Decke der Occipitalregion, doch soll darauf erst später bei der Labyrinthregion eingegangen werden.

Das Cavum cranii der Occipitalregion erweist sich als von sehr einfacher Gestalt. Im Bereiche des Occipitalbogens ein einfacher cylindrischer Hohlraum, erweitert es sich nach vorn ganz beträchtlich. Der Querschnitt bleibt dabei nicht rund, sondern entsprechend den speciellen Verhältnissen der Seitenwände, wird er fünf- oder sechseckig. Nach dem Foramen nervi vagi hin ist der Innenraum flachtrichterförmig ausgebuchtet, während andererseits die Fossa supratemporalis sich als paarige, flache Einbuchtung des Daches gegen das Innere bemerkbar macht (Fig. 4).

Die Verknöcherungen der Occipitalregion sind

das unpaare Basioccipitale und die Pleurooccipitalia. Das Basioccipitale ist die Verknöcherung der eigentlichen Basis cranii, das heisst des ventralen Bodens der Occipitalregion; es greift aber auch auf den Occipitalbogen über, welcher so als ein besonderer Abschnitt des Basioccipitale erscheint. Dieser Knochenbogen zeigt einen sehr porösen Aufbau, indem er von zahlreichen, kleinsten Markspalten durchbohrt wird, so dass er auf dem Querschnitt einen discontinuierlichen Anblick gewährt (Fig. 5). Die Abgrenzung besonderer dorsaler Abschnitte — etwaiger Supraoccipitalia — ist aber in diesem Stadium nicht möglich, wenn auch die Verknöcherung des dorsalen Randes im Anschluss an die oberen Bogenstücke entstanden zu sein scheint. Die Verknöcherung der hinteren Hälfte der Schädelbasis ist eine ziemlich vollständige, so dass nur geringe Reste der Parachordalia und der aufsteigenden Knorpelpartien des Bogens in der Knochenhülle zu erkennen sind. Die Chordascheide ist ebenfalls verknöchert und in die Knochenmasse des Basioccipitale aufgenommen. Die ventrale Fläche des Knochens trägt zahlreiche verästelte Längskämme (Fig. 3), so dass ein compliciertes Fächerwerk entsteht, in welches das Parabasale mit entsprechenden Fortsatzbildungen seiner cranialen Fläche hineingreift. Weiter vorn wird das Basioccipitale immer mehr auf perichondrale Knochenlamellen beschränkt. Im Cavum cranii schiebt sich die perichondrale Knochenrinde auf der Dorsalfläche der Schädelbasis bis in die Höhe des dritten Occipitalnerven vor, auf dem ventralen Schädelboden reichen die Knochenlamellen viel weiter vor, bis in die Gegend des Foramen nervi vagi. Die Chordascheide ist selbständig bis etwas vor den Vorderrand des Basioccipitale verknöchert (Fig. 8).

Was ganz besonders hervorgehoben zu werden verdient, ist der Umstand, dass das Basioccipitale sich ohne Grenze auf die aufsteigenden Teile des hinteren Abschnittes der Occipitalregion ausdehnt. Es zeigt sich somit schon auf diesem jungen

Stadium die Einheitlichkeit des basalen und des aufsteigenden Teiles, die Sewertzoff (1895) und Schreiner (1902) für das erwachsene Tier beschrieben haben, und die Sewertzoff geneigt war als eine Alterserscheinung aufzufassen. Um so auffallender ist, dass Gegenbaur (1887) beim erwachsenen Tier eine Naht zwischen beiden Abschnitten fand. Jüngere Stadien müssen darüber entscheiden, ob wirklich der basale und die beiden aufsteigenden Teile des Basioccipitale von selbständigen Centren aus verknöchern. Von dem Pleurooccipitale ist dagegen das Basioccipitale — auch sein aufsteigender Teil — durch eine deutliche Knorpelfuge getrennt, so dass, wenn auch diese Gebiete später untereinander in Concrescenz gefunden werden, es sich zweifellos um eine secundäre Synostose handelt. Als Rest jener Fuge ist eine über den Seitenrand hinwegziehende Naht schon von mehreren Untersuchern auch am erwachsenen Schädel beschrieben worden.

Das Pleurooccipitale ist die Verknöcherung der Seitenwand vor dem Occipitalbogen. Von dem Basioccipitale ist es überall durch eine mehr oder weniger breite Knorpelzone getrennt, nach vorn geht in diesem Stadium die Verknöcherung bis zum Foramen nervi vagi. Die Verknöcherung hat ihr Punctum maximum in der Höhe der schon öfter erwähnten Knickungsstelle der lateralen Wand — Höhe der Nervenaustritte — und schreitet von dort nach dorsal und ventral mit perichondralen Knochenlamellen fort (Fig. 7). Ventral bleibt die dorsale Bodenplatte des Cavum cranii vollkommen frei, dorsal ist der niedrige, mit freiem Rand aufhörende Teil der Seitenwand total in einen Knochenmantel gehüllt, während davor im Bereiche des Tectum occipitale die beiderseitigen Knochen durch eine breite Knorpelfuge getrennt bleiben. Vorn hört die Verknöcherung, wie erwähnt, am Foramen nervi vagi auf.

Von Nerven kommen für die Occipitalregion der Vagus und die spinooccipitalen Nerven in Betracht (Fig. 2). Der Vagus verlässt

unterhalb der Crista occipitalis lateralis durch eine Incisur am vorderen Rande des Pleurooccipitale in schräg nach hinten gerichtetem Foramen den Schädel. Seine Austrittsöffnung grenzt direkt an die Hinterwand des Canalis semicircularis posterior. Von spinooccipitalen Nerven sind wie beim erwachsenen Tier 5 Paar (Fürbringer z und a—d) nachweisbar, von denen das vordere nur aus einigen dünnen ventralen Wurzelbündeln besteht. Die Austrittsstellen der ventralen Wurzeln liegen alle in ziemlich derselben Höhe über dem Schädelboden und zwar in oder gerade unter der bekannten Umbiegungsstelle der Seitenwand; die dorsalen Wurzeln verlassen selbständig und dementsprechend etwas oberhalb der Crista occipitalis lateralis und ihrer caudalen Verlängerung den Schädel. Die erste ventrale Wurzel und das zweite Nervenpaar durchsetzen das Pleurooccipitale; vom dritten Nervenpaar verläuft die dorsale Wurzel über den freien Rand des Knochens, die ventrale Wurzel etwas mehr caudal durch eine tiefe Incisur des oberen Knochenrandes. Das vierte Nervenpaar verlässt durch den tiefen schrägen Einschnitt vor dem Occipitalbogen den Schädel, die dorsale Wurzel vor und dorsal von der ventralen. Das fünfte und letzte Nervenpaar tritt caudal vom Occipitalbogen aus, die dorsale Wurzel frei durch die hier nur häutige Seitenwand, die ventrale Wurzel dahinter über den niedrigen Kamm, der vom Occipitalbogen caudal ausläuft (beim erwachsenen Tier tritt die ventrale Wurzel durch die knöcherne Seitenwand selbst aus, Schreiner).

Regio otica—Labyrinthregion.

Als Regio otica wird allgemein der vordere Teil des chordalen Schädelabschnittes bezeichnet, der zwischen Trigeminus- und Vagusaustritt gelegen ist und in seinen Seitenteilen die Labyrinthorgane enthält. Die vordere Grenze der Labyrinthregion fällt zusammen mit der Grenze zwischen dem chordalen und prächordalen Schädelabschnitt. Diese Grenze ist aber auf dem vorliegenden Stadium von Lepidosteus nicht mehr genau festzustellen. Parkers Figuren jüngerer Lepidosteus-Stadien zeigen die Chorda hier sehr beträchtlich vor das Gebiet der beiden Ohrkapseln vorspringen, während sie auf meinem Modell schon zwischen den vorderen Abschnitten beider Ohrkapseln endet. Es finden also hier frühzeitig Verschiebungen statt, die auf ungleichem Wachstum der Chorda und ihrer Umgebung, wohl

auch auf Reduction der ersteren von vorn her beruhen. Unter Abwägung aller in Betracht kommenden Momente, namentlich auch auf Grund des Vergleiches mit den Teleostiern, deren Schädel in dieser Gegend offenbar ganz ähnliche Entwickelungsvorgänge durchmacht, glaube ich mich berechtigt, noch ein beträchtliches, vor der Chordaspitze gelegenes Gebiet der Schädelbasis zur Labyrinthregion zu rechnen, auch, wie sich noch zeigen wird, einen Abschnitt, dem der Saccus vasculosus eingelagert ist. Die Labyrinthregion beherbergt einen grossen Teil des Gehirns und die Labyrinthorgane. Letztere dehnen sich sagittal durch das ganze Gebiet aus, wie auch ihre Höhenausdehnung fast dem Höhendurchmesser des Cavum cranii gleichkommt. Sie besitzen demnach eine recht ansehnliche Grösse im Verhältnis zum Gehirn, wie es ja für Fische überhaupt sehr charakteristisch ist. Dabei ist es aber bemerkenswert, wie wenig sich die einzelnen Abschnitte, speziell die Bogengänge, an der äusseren Oberfläche des Schädels durch Vorwölbungen bemerkbar machen.

Eine Eigenheit der Ohrkapsel bei Ganoiden und Teleostiern ist es bekanntlich, dass eine mediale Wand nicht, oder nur sehr unvollkommen, zur Ausbildung kommt. So unterbleibt die Abtrennung der beiderseitigen, die Labyrinthorgane bergenden Räume von dem Cavum cerebrale cranii, und die ersteren erscheinen nur als seitliche Ausbuchtungen oder Nischen des letzteren. Die laterale Begrenzung dieser Nischen, ihrer Natur nach die lateralen Ohrkapselwände, bilden demnach zugleich den lateralen Abschluss des grossen einheitlichen, vom Chondrocranium in dieser Gegend umschlossenen Raumes.

Ich bespreche zunächst den mittleren Teil des Bodens der Region (Boden des Cavum cerebrale cranii — Pars otica der Basalplatte), alsdann die beiden Ohrkapseln, und endlich das zwischen ihnen ausgespannte Dach über dem Cavum cerebrale cranii.

Der Boden des Cavum cerebrale cranii der Labyrinthregion ist in der hinteren Hälfte vollständig, während er vor der Chordaspitze eine lange mediane Lücke aufweist, die sich auch auf die Basis der Orbitotemporalregion ausdehnt. Diese grosse Lücke (Fig. 3) ist nicht einheitlich, sondern lässt zwei Abschnitte unterscheiden, einen hinteren kleineren und einen vorderen sehr langen und spitz ausgezogenen; die beiden Teile hängen vermittelst einer schmalen verengerten Partie zusammen. Diese sanduhrförmige Fensterbildung erinnert sehr an die Verhältnisse, die Gaupp (1905) beim embryonalen Lachscranium beschreibt und abbildet. Somit dürfte wohl auch eine entsprechende Auffassung berechtigt sein. Nun lehren aber die Untersuchungen von Stöhr (1882) über die Entwickelung des Lachsschädels, dass hier der vordere Teil der Fenestra des Bodens von den beiden Trabekeln, der hintere dagegen von den vorderen Parachordalia begrenzt wird, dass also an dem Isthmus, an dem beide Teile ineinander übergehen, die Grenze des chordalen und prächordalen Schädelabschnittes zu suchen ist. Übertragen wir das auf den Lepidosteusschädel, so ergiebt sich ebenfalls, dass der hintere Teil der langen Basisfontanelle der Labyrinthregion, der vordere der Orbitotemporalregion zuzurechnen ist. Die Fontanelle mag somit indifferent lediglich Fenestra basicranialis benannt werden.

Im hinteren Teil durchsetzt die Chorda den Boden der Labyrinthregion. Der Verlauf der Chorda durch die Schädelbasis ist sehr charakteristisch. Sie tritt central in die Schädelbasis vom ersten Wirbel her ein, verläuft stark an Durchmesser abnehmend im Innern des Schädelbodens weiter, wobei sie die ventrale Abbiegung der Basis unter die oben erwähnten Horizontalplatten der Seitenwand mitmacht (Fig. 4), geht in der Höhe des Foramen nervi vagi auf die Dorsalfläche des Bodens auf welchem sie in eine mediane Rinne zu liegen kommt (Fig. 9), und durchsetzt schliesslich in schrägem Verlaufe die

Schädelbasis, um ventral zu Tage zu treten und sehr bald in kurzer Entfernung hinter der Fenestra basicranialis zu enden. In ihrer Fortsetzung ist eine kurze Strecke weit ein Gewebsstrang zu verfolgen, welcher als reducierte Chorda resp. inhaltsleere Chordascheide zu deuten ist. Die Schädelbasis der Labyrinthregion zeigt im Bereiche der Chorda deutlich ihren Aufbau aus zwei symmetrischen Hälften, vor derselben ist hiervon keine Andeutung mehr vorhanden. Die vordere Partie des Bodens

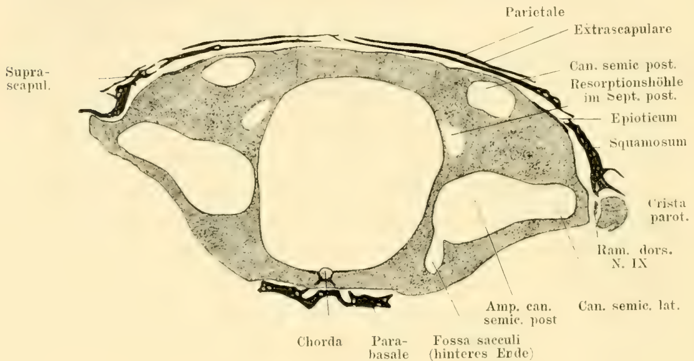


Fig. 9.

Querschnitt in der Höhe der Ampulla canalis semicircularis posterioris. 15 : 1.

zeigt dagegen eine andere Complikation. Von dem Boden aus erhebt sich nämlich schräg nach vorn hin aufsteigend eine Knorpelplatte, die vorn mit freiem concav ausgeschnittenen Rande endet, während ihre Seitenränder ebenfalls mit der eigentlichen Bodenplatte zusammenhängen. In der Mittellinie ist diese Knorpelplatte von einer kleineren Fenestra durchbohrt (in den Abbildungen nicht gezeichnet), der wohl keine besondere Bedeutung zukommt. Bei Lepidosteus platystomus finde ich diese Fenestra nicht. Auf diese Weise kommt zwischen dem Boden und der geschilderten Platte ein nach vorn hin offener, caudal

und lateral aber geschlossener Raum zu Stande, dessen Boden zum grossen Teile von dem hinteren Abschnitt der Fenestra basicranialis eingenommen wird. (Fig. 3, 4 und 10, Cavum sacci vasculosi). In diesen Raum hinein erstreckt sich von vorn her der hintere vergrösserte Teil des Saccus vasculosus. Es ist das derselbe Raum, der bei Amia die Augenmuskeln aufnimmt.

Mit dem Seitenrand der Basalplatte der Labyrinthregion hängt die Ohrkapsel in langer Linie continuierlich knorpelig zusammen. Man kann an ihr einen Boden, eine lateralwärts aufsteigende Seitenwand und ein in scharfer Kante dagegen abgeknicktes Dach unterscheiden. Dieser Kante fügt sich als lateralwärts vorspringende solide Leiste die Crista parotica an; der Übergang des Daches in das eigentliche Tectum synoticum ist dagegen ein ganz allmählicher. Vorn und hinten schliesst die Kapsel mit je einer vorspringenden Kuppel ab; der vorderen Kuppel fügt sich ein besonderer kräftiger Processus postorbitalis an. Dass der Ohrkapsel ein medialer Abschluss gegen das Cavum cerebrale cranii fehlt, wurde schon bemerkt (Fig. 2 und 4).

Was nun das häutige Labyrinth betrifft, so setzt es sich in bekannter Weise aus dem Utriculus mit den drei Bogengängen und aus dem Sacculus zusammen. Sacculus und Utriculus communicieren breit flächenhaft miteinander ohne Bildung eines Ductus utriculo-saccularis. Ein Ductus endolymphaticus ist nicht vorhanden. Der Sacculus liegt ventral unter dem Utriculus; er überragt das Hinterende des Utriculus um ein gewisses Mass, wie er auch entsprechend vorn nicht bis an das Vorderende des Utriculus sich ausdehnt. Eine deutliche Lagena ist an ihm nicht abgesetzt. Der Sacculus liegt zum grössten Teil in einer als Fossa sacculi näher zu beschreibenden Ausbuchtung des Bodens der Ohrkapsel. Die häutigen Bogengänge befinden sich in entsprechenden den Ohr-Kapselwänden anliegenden Räumen; der Utriculus liegt medial von ihnen und ist nur unvollkommen durch Knorpelwände vom Cavum cerebrale cranii getrennt.

Betrachten wir zunächst die von aussen sichtbaren Teile der Ohrkapsel.

Der Boden der Ohrkapsel (Fig. 3) setzt sich gegen den Schädelboden scharf ab. Dies wird bedingt durch den

Sacculus, welcher den Boden nach ventral stark verwölbt, so dass eine Bulla acustica saccularis entsteht. In sagittaler Richtung dehnt sich die Vorwölbung über die Hälfte der Labyrinthregion aus und ist ziemlich genau in der Mitte der Länge der Region gelegen. Medial setzt sie sich scharf gegen die Basalplatte ab, welche bei ventraler Ansicht an ihrem Rande geradezu muldenförmig vertieft erscheint. Vorn schiebt sich die Bulla sacculi an die Seite der Fenestra basicranialis und des den Saccus vasculosus beherbergenden Raumes vor, hört dann aber sehr bald auf, indem sie lateral allmählich in das Niveau des Bodens abfällt, während medial eine leichte Leiste von ihrem Vorderende ausstrahlt. Ihr lateraler Umfang geht in die muldenförmig vertiefte Seitenwand der Ohrkapsel über. Mit ihrem Hinterende dehnt sich die Bulla sacculi auf Boden und Seitenwand in ähnlicher Weise wie vorn aus, d. h. medial läuft sie in einer kleinen Leiste aus.

Lateral schliesst sich an die Bulla acustica die Seitenwand der Ohrkapsel an (Fig. 2 und 3), die von ventromedial nach dorsolateral ansteigt und dann, wie schon gesagt, unter scharfer Kante in das Dach umbiegt. Der äusserste Teil der Kante wird durch die solide Crista parotica gebildet; der Innenraum der Ohrkapsel an der Wurzel der Crista parotica beherbergt den Canalis semicircularis lateralis. An der Ohrkapselseitenwand sind einige Erhabenheiten wahrzunehmen, denen Teile des Labyrinthorgans zu Grunde liegen. So bedingt die Ampulla canalis semicircularis lateralis eine leichte Prominenz, welche sich dorsal an das Vorderende der Bulla sacculi anschliesst. Diese Vorwölbung ist nur sehr schwach angedeutet und endet an der Austrittsöffnung des Truncus hyoideomandibularis. Auch die Ampulla und der Canalis semicircularis posterior treten als Vorwölbung an der Seitenwand in Erscheinung; die Vorwölbung beginnt caudal und oberhalb der Bulla sacculi und strahlt ventral vor dem Foramen nervi vagi auf den Anfang der Occipitalregion aus.

Das Dach der Ohrkapsel (Fig. 1) setzt sich gegen die laterale Wand in der mehrfach erwähnten scharfen Leiste ab, dorsomedial ist es gegen das Dach des Schädelraumes kaum abzugrenzen, vorn und hinten geht es continuierlich in die entsprechenden Bezirke der angrenzenden Schädelregionen über. Von Teilen der Labyrinthorgane bedingen nur die Canales semicirculares posterior und anterior geringe Prominenzen an den entsprechenden Stellen. Als besondere Bildung ist die Knorpelleiste an der Grenze von Dach und Seitenwand zu erwähnen. Sie endet lateral mit scharfem Rande und geht an dorsaler und ventraler Fläche in die Ohrkapselwände über. Diese nach aussen vorspringende Leiste wird gewöhnlich als Crista parotica bezeichnet. Sie liegt auf der Aussenwand des Cavum semicirculare laterale (s. auch Fig. 9), wird aber nicht durch dieses hervorgerufen, sondern verdankt ihre Entstehung wohl der Anlagerung der Hyomandibula an ihrer ventralen Fläche. Die Crista parotica endet hinten in einem stumpfen freien Fortsatz, der gegen das Foramen nervi vagi ausstrahlt; vorn geht die Knorpelleiste in den Processus postorbitalis über. An ihrer unteren Fläche trägt sie die Gelenkpfanne für die Hyomandibula (Fig. 3). Die Pfanne erstreckt sich vom Hinterrande des Processus postorbitalis fast über die ganze Knorpelleiste nach rückwärts. Es ist eine einfache langausgezogene Concavität von vorn etwas geringerem Querdurchmesser als in der caudalen erweiterten Hälfte; lateral reicht sie bis an den freien Rand der Crista parotica.

Vorn schliesst sich an die Crista parotica der Processus postorbitalis (Fig. 1, 2, 3 und 10) an. Der Fortsatz springt lateral stark und unvermittelt vor, wie er auch nach vorn ebenso plötzlich abfällt und dadurch zum Entstehen einer hinteren Orbitalwand beiträgt, welche medial direkt in die orbitale Schädel-Seitenwand übergeht. Seine dorsale Fläche geht allmählich in das Dach über, und auch ventral ist keine scharfe

Prominenz ausgeprägt, sondern es erfolgt der Übergang in den Boden resp. den Processus basipterygoideus allmählich. Der Fortsatz sitzt demnach der vorderen Ohrkapselkuppel in ihrer ganzen Höhe an. An seiner Wurzel ist er in dorso-ventraler Richtung von einem grösseren Kanal durchbohrt (Fig. 1, Can. spiracularis). Eine dorsale trichterförmige Öffnung führt in den Kanal hinein, ventral (Fig. 3) leitet eine Rinne an der Hinterfläche des Processus postorbitalis, welche von lateral neben der Austrittsöffnung

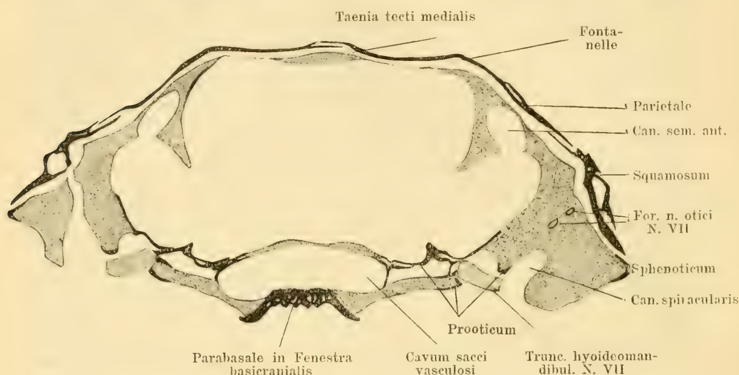


Fig. 10.

Querschnitt in der Höhe des Canalis spiracularis. 15 : 1.

des Facialis aufsteigt, zu dem Kanal hin. In diesem Raume liegt die dorsale Ausbuchtung des Spritzlochkanales. Dieser weite, schlauchförmige Recessus öffnet sich in den eigentlichen Spritzlochkanal, der sich dorsal aus dem Pharynx ausstülpt und mit ihm in diesem Stadium noch communiciert. Der Recessus dorsalis endet nach Durchbohrung des Processus postorbitalis blind unter dem Squamosum, dessen Schleimkanal er dicht anlagert.

Nachdem so die von aussen sichtbaren Teile der Ohrkapsel geschildert worden sind, gehen wir zur Beschreibung der

medialen Wand und im Anschluss daran an die des Innenraumes über (Fig. 4). Die mediale Wand der Ohrkapsel besteht nur in geringen Knorpelplatten und Leisten, welche den Innenraum der Ohrkapsel in sehr unvollständiger Weise vom Hirnraum abgrenzen. Als solche abgrenzenden Knorpelplatten wären zu nennen: eine von hinten und ventral vorspringende Kulisse, welche sich zwischen Ampulla canalis semicircularis posterioris und Sacculus einerseits, Gehirn andererseits einschiebt Diese Platte fällt nach vorn allmählich ab und läuft in den Boden aus. Auch vor dieser Knorpelwand setzt sich die Sacculusgrube noch scharf medialwärts ab und zwar dadurch, dass der Knorpelboden zwischen ihr und dem eigentlichen Schädelraum gewissermassen dorsalwärts eingefaltet ist. Diese Einfaltung macht sich bei der Betrachtung von aussen durch die früher erwähnte Mulde bemerkbar. Dorsal läuft diese hintere Begrenzungslamelle der Labyrinthnische auf das Septum semicirculare posterius aus. Von diesem Septum nimmt wieder eine weitere, sehr niedrige Leiste ihren Ursprung, welche nach sehr kurzem Verlauf medial an der dorsalen Öffnung des knorpeligen Cavum semicirculare posterius in das Dach ausstrahlt. Durch eine ähnliche niedrige Leiste von etwas längerem Verlaufe am medialen Rande der oberen Öffnung des Cavum semicirculare anterius, welche vom Septum semicirculare anterius ausgeht, wird auch hier eine Grenze gegen das übrige Dach der Labyrinthregion markiert (in der Abbildung nicht sichtbar). Die Ampullae der Canales semicirculares anterior et lateralis liegen in einem gemeinsamen Raume am Vorderende der Labyrinthnische. Dieser Raum wird durch eine in der Hauptsache von vorn oben kommende Knorpelplatte unvollständig abgegrenzt. Sonst ist der vom Labyrinthorgan eingenommene Raum nicht weiter vom Cavum cerebrale cranii abgesetzt, speciell liegt der Utriculus fast in ganzer Ausdehnung frei neben dem Gehirn. Der Innenraum der Ohrkapsel stellt sich demnach als Seitennische des Cavum cerebri dar.

Von den Teilen des Labyrinthorganes gewinnen bis auf den Utriculus alle mehr oder weniger innige Beziehungen zu den Wänden der Ohrkapsel. Der Sacculus liegt mit seiner unteren Hälfte in der als Fossa sacculi schon erwähnten Ausbuchtung des Bodens, welche ja bei der Betrachtung von aussen als Bulla acustica sacculi in die Augen springt. Die häutigen Bogengänge liegen in entsprechenden Räumen — Cava semicircularia — an der Seitenwand und dem Dach der Ohrkapsel und werden von dem Hauptraum durch drei Septa semicircularia unvollkommen abgetrennt (Fig. 4). Entsprechend dem Körperwinkel, den die drei Bogenteile einschliessen, ist das stark nach aussen abfallende Dach beträchtlich verdickt und bildet einen, den genannten Winkel ausfüllenden Knorpelwulst, den ich, nach dem Vorschlag von Gaupp[1]) als Massa angularis bezeichnen werde. Von dieser Massa angularis gehen die drei Septa semicircularia aus, die ziemlich breite Knorpelplatten darstellen. Das Septum anterius geht von der Massa angularis nach vorn und oben und kehrt seine scharfen Ränder dorsalwärts und ventralwärts; das Septum laterale geht nach ventral und innen, seine scharfen Ränder sind nach vorn und hinten gekehrt, das Septum posterius nach hinten und oben, die freien Ränder blicken somit der Hauptsache nach nach dorsal und ventral. Somit beginnt das Cavum semicirculare anterius vorn ventral in der Ohrkapsel mit erweitertem Ende zur Aufnahme der Ampulla anterior; es steigt von dort nach dorsoapical und lateral an und biegt dann nach hinten um. Dabei wölbt es das Dach oberhalb und caudal vom Processus postorbitalis etwas vor. Es mündet dann unter der Decke der Ohrkapsel aus; in seiner Fortsetzung verläuft eine flache Rinne caudalwärts gegen den Eingang des Cavum semiculare posterius. Letzteres beginnt mit ebenfalls erweitertem Abschnitt dorsocaudal vom Hinterrande der Fossa sacculi, gegen

[1]) Die Begründung dieser Bezeichnung wird von Gaupp demnächst in der Arbeit über das Echidnacranium gegeben werden.

welche es mit einer scharfen Kante sich absetzt. Es verläuft nach laterocaudal und dorsal und wölbt sich in den vorderen Teil der occipitalen Seitenwand oberhalb vom Foramen nervi vagi etwas hinein. Hier ist es die Ursache einer flachen Prominentia ampullae posterioris an der Aussenfläche des Schädels. Dann biegt das Cavum semicirculare posterius nach vorn medial um und öffnet sich in den Hauptraum der Ohrkapsel in einiger Entfernung hinter der Apertura cavi semicircularis anterioris. Der vordere erweiterte Abschnitt des Cavum semicirculare laterale schliesst sich caudal an den ampullären Anfang des Cavum semicirculare anterius an, gegen welches er nur schwach abgeknickt ist. Dieser Anfangsteil ist an der Schädelaussenfläche als Prominentia ampullae lateralis zu erkennen. Das Cavum verläuft in einem nach aussen convexen Bogen fast in einer Horizontalebene gelegen nach hinten und mündet in dem erweiterten unteren Abschnitt des Cavum semicirculare posterius von lateroapical her ein.

Von besonderen Bildungen sind zwei Resorptionshöhlen zu erwähnen, welche Beziehungen zu zwei von den Septa semicircularia haben. Eine dieser Resorptionshöhlen dringt von hinten oben in das Septum semicirculare posterius ein, die zweite von medial oben in das Septum semicirculare laterale. Das Perichondrium spannt sich über die Resorptionshöhlen hinweg.

Trigeminofacialiskammer (Fig. 4). Vor und teilweise unter die vordere Ohrkapselkuppel dehnt sich ein seitlicher Recessus des Schädelraumes aus. Dieser Seitenraum beherbergt das gemeinsame Trigeminofacialisganglion und wird, da er ziemlich gut vom Hauptraum des Schädels sich abgrenzen lässt, am besten nach Allis als Trigeminofacialiskammer bezeichnet. An seinen medialen Rändern setzt sich der Raum scharf von der Seitenwand ab, während sein Boden continuierlich in den medial von ihm gelegenen Schädelboden über-

geht. Als für die Auffassung der Trigeminofacialiskammer wichtig, muss gleich hier betont werden, dass die Dura mater sich über ihren Eingang hinwegspannt, und demnach der Raum selbst ausserhalb des Cavum cerebrale cranii gelegen ist. Aus der Trigeminofacialiskammer (Fig. 2 und 3) führen drei grosse Öffnungen nach den verschiedenen Richtungen heraus. Ein Canalis facialis führt nach lateral und hinten unter der sich nach unten vorwölbenden Ampulla canalis semicircularis anterioris; der Kanal mündet hinter dem von unten ansteigenden Teil der Wurzel des Processus postorbitalis. Ein kleineres Foramen palatinum, welches durch das Parabasale dem direkten Anblick von ventral entzogen wird, führt ventral am Boden aus der Kammer heraus. Als letzte und grösste Austrittsmöglichkeit öffnet sich das Foramen prooticum in die Orbita.

Processus basipterygoideus. An der Grenze von Labyrinth- und Orbitotemporalregion springt teilweise im Zusammenhang mit dem Boden der Trigeminofacialiskammer, teilweise medial davor vom caudalen Ende des Bodens der Orbitotemporalregion (Fig. 2 und 3) eine breite Knorpelplatte nach lateral und vorn in die Orbita vor. Diese Knorpelplatte wird von Parker als Processus basipterygoideus bezeichnet. Der Fortsatz ist im Niveau der Schädelbasis gelegen; an sein Vorderende legt sich das Palatoquadratum mit verdicktem hinteren Gelenkkopf an. Auf die Bedeutung dieser ganzen Bildung werde ch später am Schlusse genauer eingehen.

Dach der Labyrinthregion (Fig. 1). Das Cavum cerebrale cranii wird in der Labyrinthregion von einem vollkommen geschlossenen Dach gedeckt, das sich zwischen den Ohrkapseln ausspannt. Es ist stark convex gewölbt, so dass es nach den Rändern ein wenig abfällt. Vorn geht es continuierlich in das Dach der Orbitotemporalregion über, hinten fällt es median nach der Occipitalregion steil ab, lateral geht es jederseits hinter dem caudalen Ende der Crista parotica in die obere Hälfte der occipitalen

Seitenwand über. An der Grenze dieser Deckenabschnitte springt an beiden Seiten ein kurzer Fortsatz nach hinten vor, welcher durch Sehnenverknöcherung im Anschluss an das Epioticum zum starken Processus occipitalis lateralis wird. Zu der Unterfläche und Wurzel dieses Fortsatzes steigt die Crista occipitalis lateralis von hinten her an. Der mediane Teil des Daches springt nach innen gegen die Umgebung etwas vor. Dieser verdickte mittlere Abschnitt setzt sich als Taenia tecti media in die Orbitotemporalregion fort.

Das Cavum cranii (Fig. 4) stellt sich als eine einfache Fortsetzung des Cavum in der Occipitalregion dar. Man muss dabei unbedingt die sogenannten Labyrinthnischen ausser Betracht lassen, welche, wie oben des näheren ausgeführt, als Räume der Ohrkapseln neben dem Hirnraum liegen. Auch müssen die Trigeminofacialiskammern als sekundäre Nebenräume vom eigentlichen Schädelinnenraum abgezogen werden. Der nun übrig bleibende Teil des Cavum cranii, das eigentliche Cavum cerebrale cranii, ist es, der als Fortsetzung des Cavum der Occipitalregion sich darstellt, selbstverständlich in allen seinen Durchmessern vergrössert, wozu ja der vorderste Teil der Hinterhauptregion schon den Übergang bildet.

Die Verknöcherungen der Labyrinthregion (Fig. 14) sind die paarigen Epiotica, Sphenotica und Prootica. Das Epioticum liegt aussen als perichondrale Knochenlamelle über dem Canalis semicircularis posterior; durch Verknöcherung eines Rumpfmuskelansatzes und dessen Fascie wird es zum kräftigen Fortsatz (Fig. 1, Proc. occipitalis lateralis). An seiner medialen Seite ist dieser Fortsatz durch den vordersten Abschnitt des dorsalen Längenmuskels des Rumpfes, welcher hier auch die Fossa supratemporalis gebildet hat, eingebuchtet. Einen als Opisthoticum abgesetzten Bezirk, wie ihn Parker für ein etwa gleich altes Exemplar von Lepidosteus osseus beschreibt, kann ich nicht feststellen. Das Sphenoticum (Fig. 1) ist bis jetzt

nur als perichondrale Knochenlamelle auf der Spitze des Processus postorbitalis angelegt. Das Prooticum (Fig. 3) ist eine grosse, sehr ausgedehnte Ossifikation, welche im Gebiet der Trigeminofacialiskammer und der ihr benachbarten Teile gelegen ist. Die Verknöcherung besteht fast ausschliesslich aus perichondralen Lamellen, nur an einzelnen Punkten beginnt endochondrale Verknöcherung im Anschluss an Knorpelresorption (Fig. 10). Der ganze Complex des Prooticum besitzt eine sehr unregelmässige Form, indem einzelne zungenförmige Knochenplatten sich nach verschiedenen Richtungen hin vorschieben. Boden und Seitenwand der Trigeminofacialiskammer sind vollständig von Knochen bedeckt. Die Verknöcherung dehnt sich durch die drei Austrittsöffnungen derselben nach aussen und im Anschluss daran auf die ventrale Fläche des Schädels aus, welche in einer Zone bedeckt wird, die etwa der Knochenausdehnung im Innern entspricht. Die Wurzel des Processus basipterygoideus ist ebenfalls von Knochenlamellen bedeckt und ein verbindender Knochenstreifen zieht aussen vom Foramen prooticum zur äusseren Öffnung des Canalis facialis herum. Im Schädelinnern dehnt sich die Verknöcherung noch etwas nach rückwärts aus (Fig. 4). Die vordere laterale Ecke der Fossa sacculi und damit zusammenhängend ein Teil des Bodens des gemeinsamen Raumes für die Ampullae canalis semicircularis anterioris et lateralis wird ebenfalls von perichondralem Knochen überzogen. Desgleichen wird der laterale Rand des Daches des den Saccus vasculosus beherbergenden Raumes von einer Knochenzunge bedeckt; an einer kleinen circumscripten Stelle ist der Knorpel hier ganz durch Knochen ersetzt (Fig. 10). Die von Parker beschriebene Alisphenoidverknöcherung kann ich nicht bestätigen. Diese Angabe beruht wohl auf einem Irrtum; wenigstens finde ich, dass an entsprechender Stelle der Querflügel des Parabasale dem Processus basipterygoideus innig anliegt, ihn selbst umgreift. Dieses Verhalten wird von Parker nicht erwähnt, welcher den Quer-

flügel des Parabasale nur als kleinen Auswuchs des Knochens schildert.

Die Nerven der Labyrinthregion sind Glossopharyngeus, Acusticus, Trigeminofacialiscomplex und der Abducens. Ausserdem kommt noch ein dorsaler Ast des Vagus hier in Betracht. Der Acusticus geht direkt durch die Dura mater zu seinem Endgebiet ohne selbstverständlich zum Skelet irgendwelche Beziehungen zu erhalten. Der Glossopharyngeus tritt aus dem Cavum cerebrale cranii durch die Dura mater in die hintere Hälfte der Labyrinthnische ein. Er verläuft dort über den caudalen Abschnitt des Sacculus, zwischen ihm und dem Utriculus gelegen, und verlässt durch den hintersten Teil der lateralen Wand der Fossa sacculi den Schädel (Fig. 2). Von seinen Verzweigungen interessiert uns hier nur ein Ramus dorsalis, der sofort nach dem Austritt des Stammes aus der Ohrkapsel abgegeben wird. Dieser Ast verläuft an der lateralen Wand aussen entlang nach oben und etwas rückwärts; er durchbohrt dann die Crista parotica hinter dem caudalen Ende der Hyomandibularpfanne um zum Schleimkanal des Squamosum zu gelangen.

Der Ramus dorsalis vagi spaltet sich noch innerhalb der Schädelhöhle vom Hauptstamme ab; er verläuft nach oben und vorn im pericerebralen Gewebe und tritt in einen kurzen Kanal des Schädeldaches ein. Dort spaltet sich der Nerv in zwei Äste, die das Schädeldach weiter in eigenen Kanälchen schräg nach vorn gerichtet durchsetzen (Fig. 1). Die Äste treten zu der Schleimkanalquercommissur, welche im Extrascapulare gelegen ist.

Die Hauptmasse des Trigeminofacialisganglion liegt in der gleichnamig benannten Seitenkammer des Schädelraumes. Die Ganglionteile und Wurzeln durchbohren die Dura mater und treten in die Kammer ein. Nur der Ophthalmicus profundus, welcher ein mehr selbständiges, intradurales Ganglion besitzt, verläuft innerhalb der Dura mater an der Kammer vorbei und tritt davor durch ein eigenes Foramen in die Orbita. Aus dem gemeinsamen Ganglion führen die verschiedenen Nervenstämme heraus (Fig. 1—3). Der Truncus hyoideomandibularis verläuft durch den Canalis facialis nach lateral und hinten zu seinem Verbreitungsgebiet. Vom Nervus buccalis geht ein rückläufiger Ramus oticus ab; dieser Nerv verläuft eine Strecke weit im Canalis facialis, durchbohrt dann den Processus postorbitalis, auf dessen Oberfläche er vor der dorsalen Öffnung des Canalis spiracularis zu Tage tritt (Fig. 1), um zum Schleimkanal des Squamosum zu gelangen. Während seines Verlaufes durch den Processus postorbitalis entsendet der Nervus oticus einen Seitenzweig, welcher als Ramus spiracularis bezeichnet werden könnte. Der Ast tritt nämlich durch einen Verbindungskanal in den Canalis spiracularis des Postorbitalfortsatzes ein, er geht dort mit einem Teil seiner Fasern zu einer neuroepithelial verdickten Partie (F. W. Müller) an der Vorderwand des Recessus dorsalis spiracularis,

während sein anderer Endzweig durch den Spiracularkanal nach oben weiter läuft und zum Schleimkanal des Squamosum tritt. Durch das Foramen palatinum tritt der Nervus palatinus unter die Schädelbasis und zieht zwischen letzterer und Parabasale nach vorn weiter (Fig. 11). Das Foramen prooticum wird von der Hauptmasse der Nerven zum Austritt benutzt. Der Ophthalmicus superficialis, Truncus maxillomandibularis und Nervus buccalis gelangen hier in die Orbita. Es ist hier der Ort, darauf aufmerksam zu machen — was auch für die anderen Trigeminofacialisäste gilt — dass die einzelnen Nervenäste nach ihrem Abgang von der eigentlichen Ganglionmasse nicht rein aus Nervenfasern bestehen, sondern zumeist noch in reichlichem Masse Ganglienzellen enthalten.

Durch die Trigeminofacialiskammer verläuft ausser den oben genannten Nerven noch der Abducens. Dieser tritt ventral in das caudale Ende der Kammer ein, und verläuft am Boden innig der medialen Seite des Ganglion angelagert nach vorn. Durch das Foramen prooticum tritt der Abducens medial am Boden aus und gelangt sehr bald zu seinem Muskel.

Regio orbitotemporalis.

An der Regio orbitotemporalis sind zwei Abschnitte voneinander zu unterscheiden: der hintere, welcher den verjüngten vorderen Endteil des Cavum cerebrale cranii enthält, und davor das Interorbitalseptum. Der Schädel von Lepidosteus ist ein typisch tropibasischer, indem sich ein deutliches Interorbitalseptum findet, welches, wie häufig bei den Fischen, ganz vor dem das Cavum cerebrale enthaltenden Schädelabschnitt gelegen ist. Die Olfactorii verlaufen auf weite Strecken frei in der Orbita. Betrachten wir zunächst den hinteren Teil der Region (Fig. 1—4). Der Quer- und Höhendurchmesser des Schädels nimmt continuierlich nach vorn gegen das Interorbitalseptum zu ab. Äusserlich ist diese Verjüngung ganz besonders stark ausgeprägt durch den weit vorspringenden Processus postorbitalis, welcher eine knorpelige Hinterwand der Orbita bildet. Der Boden der hinteren Hälfte der Orbitotemporalregion wird von einem flachen Knorpelbalken geringen Querdurchmessers gebildet (Fig. 3). Von hinten dehnt sich die Fenestra basi-

cranialis mit ihrem vorderen Abschnitt weit in den Boden aus; vor ihr folgt gleich das paarige Foramen caroticum. Dann steigt die dorsale Fläche des Bodens langsam an unter beträchtlicher Zunahme des gesamten Bodens an Höhendurchmesser, welcher so in den unteren Teil des Interorbitalseptum übergeht (Fig. 4). Seitenwand und Decke sind in dieser Region nicht mehr scharf voneinander abzugrenzen; es lässt sich aber vom Oberrand der Wurzel des Processus postorbitalis her eine gewisse Grenze von Dach und Seitenwand verfolgen, die auf einer Richtungs- und Krümmungsänderung der Knorpelwände beruht. Diese Grenze läuft vorn gegen das Foramen olfactorium evehens aus. (Die Bezeichnungen For. olfactorium evehens und For. olfactorium advehens sind von Gaupp [1905, S. 586] eingeführt). Die Seitenwand sieht nach lateral und entsprechend der Verschmälerung des Bodens, welche stärker als die des Daches ist, in den vorderen Teilen zugleich nach ventral. Über das Foramen prooticum spannt sie sich zur vorderen Kuppel der Ohrkapsel hinüber, mit welcher sie continuierlich zusammenhängt. Ohne scharfe Abgrenzung geht die Seitenwand in den Boden über. Sie weist grössere Lückenbildungen auf (Fig. 2): das oben erwähnte Foramen prooticum und die Fenestra optica. Letztere ist eine sehr grosse Lücke in kurzer Entfernung hinter dem caudalen Rand des Interorbitalseptum, welche zum grössten Teil membranös verschlossen ist und nur am caudoventralen Ende den Opticus heraustreten lässt. Sie reicht ventral bis an den Boden herab, dorsal bleibt nur ein kleiner Randsaum der Seitenwand erhalten. Hinter dieser ansehnlichen Fenestra optica befindet sich an der Grenze von Boden und Seitenwand noch eine grössere Öffnung (Fig. 3 u. 4). Diese liegt zugleich caudolateral vom Foramen caroticum und neben dem vorderen Abschnitt der Fenestra basicranialis. Mit ihrer hinteren Hälfte liegt sie über dem medialen Teil der Wurzel des Processus

basipterygoideus. Diese Durchbrechung der Wandung dient grösseren Venenstämmen zum Austritt aus dem Cavum cranii. Durch die Seitenwand verlassen ausserdem die Nervi ophthalmicus profundus, oculomotorius und trochlearis durch gesonderte Austrittsstellen den Schädel. Die Foramina ophthalmici profundi und oculomotorii liegen beide etwa in halber Höhe der Seitenwand über dem eben erwähnten Venenloche, das Foramen oculomotorii vor dem des Ophthalmicus profundus. Die

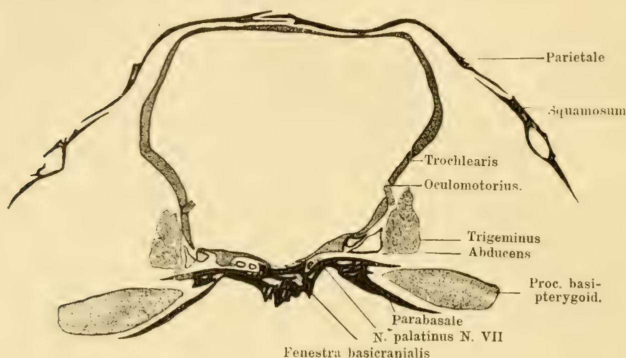


Fig. 11.
Querschnitt in der Höhe des Oculomotoriusaustrittes. 15 : 1.

Austrittsöffnung des Trochlearis findet sich dorsal und wenig caudal von der des Oculomotorius (Fig. 2).

Das Dach ist der grösste Abschnitt des Knorpelcranium in der Orbitotemporalregion. Es ist stark nach oben convex gewölbt und geht lateral in die Seitenwand über. Es liegt in der direkten Fortsetzung des Daches der Labyrinthregion. Man kann an ihm drei Teile unterscheiden. Ein medianer horizontal gelagerter Bezirk setzt sich gegen die seitlichen Abschnitte, welche nach lateral abfallen, etwas ab. Die laterale Dachzone läuft hinten noch eine Strecke weit auf die Labyrinthregion

und zwar das Dach der Ohrkapsel als abgesetzter Teil aus, vorn geht sie sich verjüngend oberhalb des Olfactoriusaustrittes auf den dorsalen Teil des Septum interorbitale über. Der mittlere Dachbezirk weist an der Grenze gegen die Labyrinthregion eine grössere paarige Fontanelle auf (Fig. 1), die auch auf die Labyrinthregion selbst sich etwas ausdehnt. Es ist dies eine einfache Fensterbildung von ovaler Form, welche durch eine Membran verschlossen wird. Die beiderseitigen Fontanellen werden durch einen zur Taenia tecti media verdickten Dachbalken getrennt. Dieser verdickte Streifen setzt sich nach hinten und vorn als nach innen vorspringender Wulst fort; vorn reicht er bis fast an das Ende des Cavum cranii. Der gesamte mittlere Dachabschnitt geht in den dorsalen Teil des Interorbitalseptum über.

Der Innenraum in der Orbitotemporalregion (Fig. 4) erweist sich als direkte Fortsetzung des Cavum cerebrale der Labyrinthregion, das will heissen, er ist eine Fortsetzung des Innenraumes jener Region, wenn man Labyrinthnische und Trigeminofacialiskammer dabei ausser Betracht lässt. In seiner unteren Hälfte ist das Cavum cerebrale cranii weniger geräumig als oben, da die Seitenwände eine nach ventral convergente Richtung besitzen. Der Querschnitt ist demnach eiförmig mit dem spitzen Pol nach abwärts gekehrt. Vorn endet das Cavum cerebri mit abgestumpft konischer Verjüngung. Mittelhirn und Vorderhirn bedingen eine Ausbuchtung der Seitenwand in den hinteren oberen Gebieten neben den Fontanellen, sonst weist das Cavum cranii hier keine Besonderheiten auf.

Interorbitalseptum. Das Primordialcranium setzt sich vorn in das Interorbitalseptum fort. Das ist eine lange senkrecht in der Mittellinie stehende Knorpelwand, welche sich bis an die Schnauzenspitze — vorn als septum nasi — fortsetzt. In ihrem hinteren Teile (Fig. 12) zeigt sie überall denselben Aufbau: eine Knorpelplatte, welche ventral einen grösseren Querdurchmesser hat als dorsal,

und beiderseits mit zugeschärftem Rande endet: die Crista septi inferior, welche sich dem Parabasale anlagert, ist stumpfer als die Crista superior. Etwas oberhalb der Höhenmitte ist jederseits eine flache Rinne am Interorbitalseptum, in welcher Olfactorius, Ophthalmicus und eine grosse Vene verlaufen. Weiter apicalwärts springt der ventrale Rand dieser Olfactoriusrinne als breite Platte von nicht unerheblicher sagittaler Ausdehnung nach lateral vor, so dass die drei Gebilde der Olfactoriusrinne auf dieser Platte liegen. Parker hat diesen

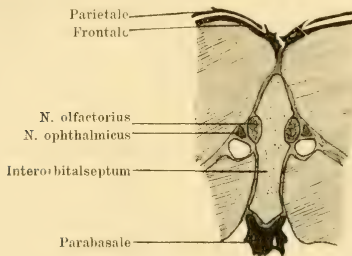


Fig. 12.

Querschnitt durch den hintersten Teil des Interorbitalseptum. 15 : 1.

Knorpelvorsprung als Cornu trabeculare bezeichnet. Er endet etwa an der vorderen Grenze der ganzen Orbitotemporalregion mit nach lateral vorspringender Kante, an die sich das Palatoquadratum anlagert. Das Septum interorbitale zieht dann als einfache, verticale Knorpelplatte nach vorn weiter zur Spitze der Nasenregion. Besondere Bildungen weist es nicht mehr auf. Die ganz am Rostrumende gelegenen Nasensäcke haben gar keine speciellen Knorpelwände, sondern werden von Deckknochen umhüllt. Ich will auf all diese Verhältnisse jetzt nicht näher eingehen, sondern vorläufig nur erwähnen, dass Parkers Beschreibung und demzufolge auch Auffassung in manchen Punkten nicht richtig ist.

Die Orbitotemporalregion besitzt nur ein Paar Verknöcherungen. Dies ist das Orbitosphenoid, welches jederseits am Vorderrande der Fenestra optica als perichondraler Knochen von geringer Ausdehnung gelegen ist. (Fig. 3).

Durch die Orbitotemporalregion treten die vordersten Hirnnerven aus (Fig. 2). Der Ophthalmicus profundus verlässt in einiger Höhe über dem Boden durch die Seitenwand den Schädel, etwas vor der inneren Öffnung der Trigeminofacialiskammer und oberhalb des Venenloches der Basis cranii. Davor tritt in derselben Höhe der Oculomotorius aus, während der Trochlearis zwischen und über beiden die Seitenwand durchsetzt. Durch die caudoventrale Ecke der Fenestra optica verlässt der Nervus opticus den Schädel; zugleich mit ihm verlaufen hier einige Blutgefässe durch die membranöse Schädelseitenwand. Der Olfactorius hat ganz an der Spitze der Schädelhöhle in ihrer direkten Fortsetzung ein paariges Foramen olfactorium evehens und läuft dann in der Rinne jederseits am Interorbitalseptum nach vorn.

Ausser von Nerven wird die Schädelwand an einzelnen Stellen von kleineren Gefässen durchsetzt. Besonders auffallend ist in dieser Hinsicht eine grosse Vene, die den Allisschen Abbildungen nach der Vena cerebralis anterior von Amia entspricht. Diese Vene verlässt oberhalb des caudalen Endes der Fenestra optica das Cranium. Ich finde in all meinen Serien diese Vene an der linken Seite als ein sehr grosses Blutgefäss, auf der rechten dagegen als ein äusserst dünnes Gefässrohr, welches eventuell überhaupt nicht nachweisbar ist.

Deckknochen.

Über die Deckknochen, welche zu dem hier behandelten Teile des Knorpelcraniums in Beziehung stehen, kann ich mich kurz fassen. Es kommen am Schädeldach: Parietale, Squamosum, Extrascapulare und Suprascapulare in Betracht, an der Schädelbasis das Parabasale. Das Parietale und Squamosum haben die für sie typische Lage nebeneinander auf dem Dache des Knorpelcraniums; das Parietale ist die mediale breite Knorpelplatte, welche dem eigentlichen Dache der Orbitotemporalregion in ihrer Pars cerebralis und dem Labyrinthregiondach auflagert. Das Squamosum liegt seitlich davon als Knochen von geringerer Breite, aber ungefähr

gleicher Längenausdehnung; in der Labyrinthregion liegt es auf dem Ohrkapseldach bis zum Rande der Crista parotica, in der Pars cerebralis der Orbitotemporalregion liegt es dem Knorpelcranium nicht direkt an, sondern über der gesamten Schläfenmuskulatur in der Haut (Fig. 11). Beide Knochen, Parietale und Squamosum, reichen bis an das Interorbitalseptum, erst dort schiebt sich das Frontale zwischen und vor sie; ihr caudales Ende finden sie beide etwas vor dem Foramen nervi vagi. In der Fortsetzung dieser zwei Deckknochen nach rückwärts liegen das Extra- und das Suprascapulare. Das Extrascapulare liegt hinter dem Parietale, die beiderseitigen Knochen stossen in der Mittellinie zusammen; ein laterocaudaler Fortsatz legt sich über das Epioticum und geht bis zur Spitze des Processus occipitalis lateralis. Das Extrascapulare bildet ein unvollkommenes Dach für die Fossa supratemporalis. Das Suprascapulare liegt lateral vom vorigen Knochen hinter dem Squamosum; es zieht teilweise dem Epioticum und dessen Fortsatz aufgelagert nach rückwärts, ventral schliessen sich die Deckknochen des Schultergürtels an. Besondere Erwähnung verdient ein Fortsatz vom Hinterrande des Squamosum; er schiebt sich unter dem Suprascapulare lateral am Epioticum entlang (Fig. 8) und reicht fast bis zur Spitze des Processus occipitalis lateralis. Dieser Fortsatz ist es gerade, an dem das Suprascapulare befestigt ist.

Das Verhalten des Schleimkanalsystəms weicht von dem bei den Fischen gewöhnlichen nicht ab. Die vordersten Schuppen des Seitenkanals sind etwas kräftiger entwickelt als die anderen. Allis unterscheidet die vorderste von ihnen besonders als Supraclaviculare. Der Seitenkanal tritt aus dieser Knochenplatte in das Suprascapulare ein und verläuft dann lateral im Squamosum nach vorn weiter. Eine dorsale Quercommissur, welche in den Extrascapularia gelegen ist, verbindet die Kanalsysteme beider Kopfhälften (Fig. 8).

Das Parabasale ist der grosse Deckknochen an der Basis

der hinteren Schädelhälfte. Es beginnt hinten gabelig am äussersten Ende der Schädelbasis; dort ist es mit Längskämmen an seiner dorsalen Fläche dem Basioccipitale innig angelagert. Dann zieht der Knochen als einheitliche Platte nach vorn als Belag der Schädelbasis; über die mediale Wand der Bulla acustica schiebt er sich etwas verbreitert herüber. Eine zweite sehr ansehnliche Verbreiterung stellt der Querflügel des Parabasale dar. Dieser schiebt sich über die ventrale Fläche des Processus basipterygoideus weit hinweg, greift selbst mit einer dorsalen Fortsatzbildung vom medialen Rande aus ein kleines Stück auf die obere Fläche der Basipterygoidplatte, welche demnach an einer Stelle von zwei Deckknochenplatten eingefasst ist (s. auch Fig. 11). Davor läuft das Parabasale als schmaler Knochenbalken mit Längskämmen auf seiner ventralen Fläche weit am Schädelboden und Interorbitalseptum entlang. Jedoch ist der Knochen anfangs im hinteren Teil der Orbitotemporalregion dem Knorpel nicht direkt mit seiner ganzen dorsalen Fläche angelagert, sondern es bleibt zwischen beiden jederseits neben der Medianebene ein kanalförmiger Spalt, in welchen der Nervus palatinus gleich nach dem Austritt aus dem Schädel hineingelangt und dort weiter nach vorn vorläuft. Am Vorderende des cerebralen Teiles des Schädels verlässt der Nervus palatinus diesen als Canalis parabasalis zu bezeichnenden Raum und läuft neben dem Parabasale, welches nunmehr dem Interorbitalseptum innig anlagert, zu seinem Verbreitungsgebiet (Fig. 12).

Vergleichende Betrachtung einiger Besonderheiten.

Überblicken wir noch einmal die im vorhergehenden dargestellten tatsächlichen Befunde und suchen ihre allgemeine Bedeutung festzustellen:

Occipitalregion. Die Frage der Wirbelassimilation in der Occipitalregion, welche hier besonders deutlich zu erkennen

ist, kann ich wohl im allgemeinen übergehen in Anbetracht der vortrefflichen Bearbeitung, welche Schreiner diesen Verhältnissen bei Lepidosteus hat zu Teil werden lassen. Nur auf einen Punkt möchte ich näher eingehen. Schreiner sagt am Schluss seiner Arbeit: „Das Eintreten von Wirbeln, oder richtiger von Sklerotomen in die Bildung des Schädels ist wohl vor allem in einer Rückbildung der entsprechenden Myotome (von speziellen Fällen hier ganz abgesehen) und einer dadurch bedingten verringerten Beweglichkeit der Skelettteile zu suchen; eine herabgesetzte Beweglichkeit wird aber überall dort, wo Knochen oder Knorpel miteinander verbunden sind, während der phylogenetischen Entwickelung schliesslich zu einer Verschmelzung führen."

In dieser Auffassung ist also die Rückbildung von Myotomen die primäre Erscheinung, an die sich die Immobilisierung der Skelettteile als secundäre Folge anschliesst. Indessen ist doch zu erwägen, ob nicht der erste Anstoss zu dieser Rückbildung der Myotome schon in einer verminderten Beweglichkeit der Skelettteile gegeben war. Schon Sagemehl hat, ausgehend von Ganoiden und Teleostiern, die Vorstellung vertreten, dass durch die starke Ausdehnung des Parabasale in caudaler Richtung, und sogar bis auf die Wirbelsäule, die vordersten freien Wirbel in ihrer Beweglichkeit behindert werden müssen, wodurch der Anstoss zu ihrer Concrescenz gegeben wäre. Ich glaube noch auf ein zweites Moment hinweisen zu können, das im Stande wäre, die Herbeiziehung von früher freien Wirbeln zur Schädelbildung verständlich zu machen: eine besonders starke Grössenentwickelung der Sinnesorgane. Wenn man die Tatsache in Erwägung zieht, dass manche Selachier, speziell die Notidaniden, ein Interorbitalseptum in mehr oder weniger ausgebildeter Form besitzen, sowie dass dem Interorbitalseptum sonst eine sehr allgemeine Verbreiterung zukommt, muss man den kielbasischen Schädel für sehr viel ursprünglicher halten, als bisher zumeist

angenommen wird, ja, ich glaube, dass der tropibasische Schädel neben den platybasischen zu stellen ist. Wir müssen eine gewisse Tropibasie für primär halten (Gaupp). Man kann sich nun weiter vorstellen, dass in den Fällen, wo sich infolge starker Vergrösserung und tieferer Bettung der Augen ein hohes Septum interorbitale ausbildete, das Gehirn weiter caudalwärts verdrängt und damit der Anstoss zur Immobilisierung und Assimilation einiger Wirbel gegeben wurde. Bei Ganoiden und Teleostiern mag daneben auch dem Labyrinthorgan ein ähnlicher Einfluss zugekommen sein, indem es durch seine Ausdehnung auf die Occipitalregion das Cavum cerebrale cranii hier verengte.

Jedenfalls fasse ich aber die Grösse der Sinnesorgane in Verbindung mit der Zunahme des Gehirns nur als eins der für die Wirbelassimilation in Betracht kommenden Momente auf. Es wirken eben viele, bisher nur zum Teil bekannte Factoren hier mit.

Desgleichen verdient der Befund des doppelten Bodens der Occipitalregion besondere Beachtung. Bei keinem anderen Ganoiden oder Teleostier ist mir ein ähnliches Verhalten aus der Literatur bekannt geworden. Es besteht im allgemeinen, wie auch bei Lepidosteus osseus eine plötzliche Niveauveränderung der Basis cranii am Hinterende der Occipitalregion im Sinne einer Erhöhung durch den wirbelkörperähnlichen Teil des Basioccipitale, so dass eine Stufe im Boden des Cavum cranii zustande kommt. Über diese Stufe spannt sich in den meisten Fällen die Dura mater schräg hinweg, sodass zwischen ihr und Schädelbasis ein von lymphoidem Fettgewebe erfüllter Raum bestehen bleibt. Diese Stufe wird bei Lepidosteus durch die Horizontalplatten der Seitenwände ausgefüllt, welche in diesem Stadium geradezu als eingestülpte Seitenwände imponieren. Jedenfalls lässt sich diese Bildung mit den als Membranverknöcherung beschriebenen Horizontalplatten der Pleurooccipitalia, welche vielen Teleostiern zukommen (Sagemehl), nicht ohne weiteres

vergleichen. Es wäre interessant, die Entwickelung dieser Verhältnisse bei Lepidosteus genauer zu verfolgen, doch fehlt es mir zur Zeit an dem dazu nötigen Material, so dass ich mich auf die Feststellung der Thatsachen vorläufig beschränken muss.

Regio otica. Auch die Labyrinthregion zeigt manche interessanten Verhältnisse. Lepidosteus osseus demonstriert sehr schön den Fall von beginnender Ausdehnung der Labyrinthorgane auf die Occipitalregion. Es hat sich der Canalis semicircularis posterior ventral vom Foramen nervi vagi der occipitalen Seitenwand eingelagert, während sonst die Hinterhauptregion noch frei von Teilen der Labyrinthorgane ist.

Der Verlauf des Glossopharyngeus zwischen Sacculus und Utriculus hindurch in der Ohrkapsel und sein Austritt aus dieser am ventrocaudalen Ende ist sehr typisch für Ganoiden und Teleostier (Allis). Bisher wurde zumeist der Glossopharyngeusaustritt bei Teleostiern benutzt, um als Grenze von Occipital- und Labyrinthregion zu dienen, und dann weiter eine caudale Ausdehnung der Labyrinthorgane auf die Occipitalregion diagnosticiert. Dieses ist sicher nicht zulässig. Auch bei Selachiern, wie ich mich an Mustelusserien, welche mir Herr Professor Gaupp zur Durchsicht überliess, überzeugt habe, verläuft der Glossopharyngeus ventral durch die Ohrkapsel unter Durchbohrung ihrer medialen und lateralen Wand. Wir müssen somit unsere Auffassung des Glossopharyngeusverlaufes modificieren und seinen Verlauf durch die Ohrkapsel vielleicht sogar für primär halten.

Sehr beachtenswert ist sodann das Verhalten des Recessus dorsalis des Spritzlochkanals. F. W. Müller hat die erste Entstehung dieser merkwürdigen Ausstülpung der dorsalen Pharynxwand genauer verfolgt; leider hat er aber nicht beschrieben, wie die Bildung des Knorpelkanals in der Wurzel des Processus postorbitalis vor sich geht, zum Teil reichten seine Stadien auch nicht so weit, dass er das definitive Verhalten feststellen konnte.

Den Abbildungen von Allis zufolge liegen bei Amia die Verhältnisse sehr ähnlich wie bei Lepidosteus.

Der den Saccus vasculosus beherbergende Raum von Lepidosteus entspricht seiner ganzen Topographie nach zweifellos dem Augenmuskelkanal von Amia. Es ist ein ganz gleich gestalteter Raum im Boden an der Grenze von Labyrinth- und Orbitotemporalregion, der sich nach vorn in das Cavum cranii öffnet und gerade vor und über der Chordaspitze gelegen ist. Das Dach dieses Raumes liegt mit seinem freien Rande der Hinterwand des Infundibulum an und ragt demnach etwas in den untersten Teil des Raumes hinein, der durch die Mittelhirnbeuge zwischen dem Vorder- und Hinterhirn zu Stande kommt. Bei Lepidosteus haben die Augenmuskeln nun aber gar keine Beziehungen zu diesem Raume der Schädelbasis, sondern entspringen weit entfernt von ihm am Interorbitalseptum. Dagegen liegt der grosse Saccus vasculosus in diesem Raume, eingebettet in adenoides Fettgewebe. Somit erinnern diese Verhältnisse zugleich sehr an die der Amnioten. Das Dach des den Saccus vasculosus beherbergenden Raumes von Lepidosteus stimmt in seinen topographischen Beziehungen vollkommen mit der als Dorsum ephippii bezeichneten Bildung der höheren Vertebraten überein und ist ihr wohl homolog zu setzen. Da nun andererseits von Gegenbaur und Sagemehl die Entstehung des Augenmuskelkanals der Ganoiden und Teleostier aus dem Canalis transversus der Selachier zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht worden ist, so könnte man dazu kommen, das Dorsum sellae der Amnioten doch dem der Selachier gleich zu setzen, trotzdem in dem letzteren die Chorda bis an den vorderen Rand läuft, während das erstere nichts mit der Chorda zu thun hat. Indessen bedarf es zur definitiven Beantwortung dieser Frage doch wohl weiterer Untersuchungen.

Auch noch in anderer Beziehung bietet das Dach des Raumes, in welchem der Saccus vasculosus liegt, ein interessantes Ver-

halten. Bei Teleostiern (Schleip) ist dieses Dach fast in ganzer Ausdehnung membranös angelegt und kommt nur in sehr geringem Masse zur Verknorpelung, so dass die Verknöcherung, welche vom Prooticum sich hierher ausdehnt, zum grössten Teile auf nicht mehr verknorpelnde Teile des Primordialschädels sich erstreckt. Es ist dies ein instruktives Beispiel für die Entstehung eines Teiles eines Ersatzknochens auf der Grundlage einer bindegewebigen Membran, die ontogenetisch nicht mehr verknorpelt, doch aber phylogenetisch auf einen Teil des Knorpelschädels zurückgeführt werden muss.

Die Trigeminofacialiskammer verdient im Verein mit dem Processus basipterygoideus unsere ganz besondere Beachtung. Diese Kammer setzt in der Höhe des Trigeminofacialisaustrittes den Schädelraum lateralwärts fort. Sie entspricht sowohl deswegen, als auch ihrer extraduralen Lage und ihrem Inhalt nach, der oberen lateralen Nische des Augenmuskelkanals von Amia, welche Allis wieder der ganz im Prooticum gelegenen Trigeminofacialiskammer mancher Teleostier — Scomber — gleichsetzt. Es tritt uns hierin eine sehr interessante Erscheinung vor Augen. Bei Selachiern liegt die Hauptmasse des Ganglion N. trigeminofacialis gerade vor dem Foramen prooticum im Winkel der Orbita auf dem knorpeligen Orbitalboden. In demselben Masse, als dieser Orbitalboden der Reduktion anheimfiel, wurde das Ganglion in den Schädel mehr und mehr zurückgedrängt und wölbte dort die laterale Wand zur Nische (Amia) oder Kammer (Lepidosteus) vor. Bei manchen Teleostiern (Scomber, Allis) ist dies dann noch weiter gegangen und die ganze Kammer wieder vollkommen knöchern vom Cavum cerebri abgeschlossen worden. Der Processus basipterygoideus von Lepidosteus ist nun wohl auf den Orbitalboden, wie er vielen Selachiern zukommt, zurückzuführen. Der Orbitalboden ist bei Selachiern auch stets in der hinteren Ecke am stärksten entwickelt. Auch Amia besitzt eine schmale Orbitalleiste. Dafür, dass bei Lepi-

dosteus diese Knorpelplatte in solcher Ausdehnung erhalten blieb, muss wohl die Anlagerung des Palatoquadratum verantwortlich gemacht werden, welches hier vorn mit seinem Hinterende einen festen Stützpunkt suchte. Wie diese Anlagerung des Palatoquadratum an die Schädelbasis zu beurteilen ist, lässt sich vorläufig bei der Unsicherheit in der Auffassung der palatobasalen Verbindung der Selachier nicht genauer aussagen.

Eine als Processus basipterygoideus bezeichnete Fortsatzbildung ist bekanntlich auch am Amniotenschädel vorhanden und hat ein besonderes Interesse dadurch gewonnen, dass Gaupp von ihr aus die Ala temporalis der Säuger entstehen lässt. Die Homologie ergiebt sich aus dem gleichen Verhalten zum primordialen Neurocranium; der Fortsatz des Amniotenschädels springt gleichfalls an der Grenze von Orbitotemporal- und Labyrinthregion vom Hinterende der Trabekel nach lateral vor. Nach dem, was oben über den Fortsatz bei Lepidosteus gesagt wurde, erscheint der Processus basipterygoideus nicht mehr als vollständige Neubildung, sondern lässt sich zurückführen auf den Orbitalboden, wie ihn in typischer Entwickelung die Selachier zeigen.

Die Regio orbitotemporalis, soweit sie in dieser Mitteilung behandelt worden ist, bietet sonst kaum allgemeiner wichtige Verhältnisse. Sie zeigt die typischen Merkmale: Einengung und Verkürzung des Cavum cranii in ihrem Bereiche und grosse Fenestra optica in der Seitenwand. Dass die Verknöcherung des Vorderrandes dieser Lücke als Orbitosphenoid anzusprechen ist, bedarf wohl keiner weiteren Begründung.

Litteraturverzeichnis.

1. Allis, Edward Phelps jr., The cranial muscles and cranial and first. spinal nerves in Amia calva. Journal of Morphology. Vol. XII. 1897.
2. — The skull and the cranial and first spinal muscles and nerves in Scomber scomber. Journal of Morphology. Vol. XVIII. 1903.
3. Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. f. C. Gegenbaur. Bd. 3. 1887.
4. Gaupp, E., Das Chondrocranium von Lacerta agilis. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anat. Hefte, herausgeg. von Merkel und Bonnet. Bd. XIV. 1900.
5. — Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. Anat. Hefte. Bd. XIX. 1902.
6. — Die Entwickelung des Kopfskeletes. Handb. der Entwickelungslehre. Herausgeg. von O. Hertwig. Bd. 3. Abt. 2. 1905.
7. Gegenbaur, C., Über die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschr. f. A. v. Koelliker. 1887.
8. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig. W. Engelmann. Bd. I. 1898.
9. Müller, F. W.,[1] Über die Entwickelung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihre Umgebung bei Lepidosteus osseus. Arch. f. microscop. Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. 49. 1897.
10. Parker, W. K., On the development of the skull in Lepidosteus osseus. Philosoph. Transact. of the Royal Society. London 1882.
11. Sagemehl, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von Amia calva. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1887.
12. — II. Bemerkungen über die Gehirnhäute der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1887.
13. — III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weberschen Apparat versehenen Physostomenfamilien. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885.
14. — IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.

15. Schleip, W., Die Entwickelung der Kopfknochen bei dem Lachs und der Forelle. Anat. Hefte. Bd. XXIII. 1904.
16. Schneider, H., Über die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. N. F. Bd. VIII.
17. Schreiner, K. E., Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwickelung der Occipitalregion von Amia und Lepidosteus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 72. 1902.
18. Sewertzoff, A., Die Entwickelung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage nach der Metamerie des Kopfes. Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou 1892. Nr. 2.
19. Stöhr, Ph., Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier. Aus der Festschr. zur Feier des 300jähr. Bestehens der Universität Würzburg. Leipzig 1882.
20. Wijhe, I. W. van, Visceralskelet und Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Archiv f. Zool. Bd. V. 1882.

Aus dem anatomischen Institut in Göttingen.

ZUR KENNTNIS

DER

HISTOGENESE DER BINDEGEWEBSFIBRILLEN.

VON

J. GOLOWINSKI
AUS RJASAN, RUSSLAND.

Mit 8 Figuren auf Tafel 11/13.

Die Frage nach der Herkunft der Bindegewebsfibrillen ist so alt, wie die Zellenlehre selbst, indem die ersten darauf bezüglichen Bemerkungen auf deren Begründer Schwann[1]) zurückgehen. Eine überaus grosse Anzahl von Beobachtern, unter welchen sich die Namen aller hervorragenden Histologen ohne Ausnahme befinden, hat sich an dem Gegenstand versucht, ohne dass es bis heute gelungen ist, eine Einigung zu erzielen; eine ganze Reihe derselben hat sogar die Ansicht gewechselt. Dies erklärt sich durch die Schwierigkeit des Gegenstandes an sich und dadurch, dass nicht jedes Objekt sich gleich gut für die Untersuchung eignet. Überdies ist der Beobachter auch ausserordentlich von den angewandten Methoden abhängig, so dass es leicht geschehen kann, dass der zufällige Fund einer besonders geeigneten Behandlungsweise mit einem Schlage Unklarheiten und Zweifel beseitigt, welche vorher auf keine Weise zum Weichen zu bringen waren. Da die letzten Äusserungen über die Genese des Bindegewebes im abgelaufenen Jahre erst gemacht worden sind, dauert also der Streit darüber nunmehr seit 67 Jahren ununterbrochen fort.

Eine geschichtliche Übersicht der vorhandenen unendlich reichhaltigen Litteratur zu geben, ist nicht notwendig, da

---

1) Th. Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin. 1839. S. 135—140.

mehrere solche bereits vorliegen; ausser auf die bezüglichen Ausführungen in den ältern Handbüchern von Koelliker, Frey, Stricker ist besonders auf die Arbeiten von Boll, Spuler, Laguesse zu verweisen. Hier genügt es, die verschiedenen über den Gegenstand geäusserten Meinungen mit ihren Hauptvertretern namhaft zu machen.

1. Jede Zelle des embryonalen Bindegewebes bildet sich in ein Fibrillenbündel um. Schwann, vielleicht Koelliker 1850, Boll und mit ihm M. Schultze, Lwoff, Flemming, Reinke, Spuler, Fr. C. C. Hansen, Mall, Spalteholz.

2. Jede Zelle des embryonalen Bindegewebes wächst zu einer einzigen Faser aus. Valentin, Kusnetzoff, Obersteiner, Henle-Merkel, Young, W. Krause.

3. Die Fasern des Bindegewebes entstehen extracellulär, ohne unmittelbare Beteiligung des Zellprotoplasmas. Henle, allg. Anat., Bruch, Kilian, v. Hessling, Koelliker 1852, Virchow, Drummond, Donders, Mandl, Rollet, Ranvier, Kollmann, v. Ebner, Fr. Merkel.

Einige andere ganz abseits stehende Ansichten können übergangen werden.

In vorstehenden Sätzen sind die verschiedensten Ansichten über die Bildung der Bindegewebsfibrillen einander dogmatisch schroff gegenüber gestellt worden; in Wirklichkeit nähern sich aber die scheinbar so verschiedenen Auffassungen in der letzten Zeit einander immer mehr, so dass es vielleicht nicht zu kühn ist, wenn man auf eine baldige vollständige Einigung hofft.

Meine eigenen Untersuchungen wurden im wesentlichen an der Nabelschnur von menschlichen und Schweinsembryonen verschiedenen Alters vorgenommen. Diese Objekte bieten besonders günstige Verhältnisse für die Entscheidung der viel

umstrittenen Frage. Ausserdem verfolgte ich noch die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes unter pathologischen Zuständen — bei der Fremdkörpereinheilung im subcutanen und intermuskulären Bindegewebe des Kaninchens.

Ob sich die Fibrillenbildung in jedem Alter, an allen Stellen und bei allen Wirbeltieren genau so abspielt, wie es an dem von mir untersuchten Material beobachtet wurde, muss dahingestellt bleiben; es ist durchaus möglich, dass kleinere Variationen vorkommen, ob durch solche der Grundtypus geändert wird, bliebe abzuwarten.

In allen Fällen wandte ich stets dieselbe Färbungsmethode an und die Resultate sind auch gleich gut ausgefallen: das Material war meistens in Zenkerscher, teilweise auch in Müllerscher Flüssigkeit fixiert und wurde mit Heidenhains Hämatoxylin gefärbt. Ich wählte diese Färbung absichtlich, weil sie auch von Flemming beim normalen und von Maximoff beim pathologischen Gewebe mehrmals bei ihren Untersuchungen über die vorliegende Frage benutzt wurde und weil sie sich als ganz besonders gut für meine Zwecke erwies, indem man an so behandelten Präparaten in der Tat eine deutliche Differenzierung in der Färbung der Zellen und der Fibrillen erhält. Die Bindegewebszellen färben sich konstant graublau und die fertige fibrilläre Substanz sieht gelblich aus. Im Nabelstrange tritt dieser Kontrast besonders hervor, weil da kein anderes Gewebe in Betracht kommt. Andere Färbemethoden wurden daneben nicht vernachlässigt, worüber an seiner Stelle zu berichten sein wird.

Gehe ich nun zur Schilderung meiner Untersuchung selbst über, dann ist zu sagen, dass im Nabelstrang die Zellen reichlich anastomosieren, ganz wie es schon von Lwoff (S. 192) beschrieben wurde: „Auf den ganzen Häutchen, wo die verlängerten Zellen in Reihen gelagert sind, sowie auch an isolierten Zellgruppen kann man deutlich sehen, dass die Zellen der Länge

nach miteinander durch ihre Ausläufer verbunden sind, so dass es unmöglich ist, zu unterscheiden, wo der Ausläufer der einen Zelle endet und der der anderen anfängt. Oftmals kommt eine ununterbrochene Reihe solcher spindelförmiger Zellen auch auf Zupfpräparaten vor, so dass kein Zweifel über den Zusammenhang der Zellen übrig bleibt." Dasselbe wurde später noch von Merkel, Flemming und anderen erwähnt. An Präparaten von jüngeren Stadien sind die Zellen kleiner und verschieden gestaltet, sie lassen auch ziemlich weite Maschenräume zwischen sich, welche mit homogener Substanz ausgefüllt sind, in welcher verschieden reichlich fibrilläre Massen liegen. In den älteren Stadien werden die Bindegewebszellen grösser und sind stärker in die Länge gezogen, sie stellen sich nun nächst dem Centrum der Nabelschnur parallel zur Achse der Gefässe ein, während sie an der Peripherie eine solche regelmässige Längsanordnung vermissen lassen. Man könnte zur Annahme kommen, dass die Gefässe in der Tat einen Einfluss auf die Stellung der Zellen ausüben. Die Maschenräume sind hier schon dichter mit Fibrillen ausgefüllt.

Weiter sei noch erwähnt, dass man die Fibrillen und Fibrillenbündel niemals als Fortsetzung der Zellen sehen kann, weder im Sinne von Schwann und Boll, welche die Fortsätze der Zellen in Fasern zerfallen lassen, noch in dem von Flemming. Letzterer behauptete: „Jene Fibrillen erscheinen an vielen Stellen in Kontinuität mit den Fadenwerken im Zellkörper; wenn man sie andererseits durch die Ausläufer der Zelle verfolgt, sieht man sie in vollständigem Zusammenhang in die Fibrillenbündel der Umgebung übergehen, indem hier allmählich ihr Farbton blasser wird, als im Mittelkörper der Zelle."[1]) Solche Bilder konnte ich nicht feststellen. Die fertigen Bindegewebsfibrillen übertreffen

[1]) Flemming, Zur Entwickelungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. 1891. S. 219. 1891.

in der Länge jede einzelne Zelle und verlaufen stets parallel den Zelfortsätzen, um die Zellen herum einen Mantel bildend, welcher als Bündel erscheint. Die Bündel liegen zum Teil in unmittelbarer Nähe der Zellen und zwar besonders in älteren Stadien, wo die fibrilläre Masse zugenommen hat und die Maschenräume ziemlich ausgefüllt sind, weshalb die Bündel auch im ganzen deutlicher und massiver sind; zum Teil sind sie etwas von der Zelle entfernt, indem sich helle Räume zwischen beide einschieben, welche mit denen zwischen den Fibrillenbündeln in Verbindung stehen. Diese hellen Räume kann ich mit Merkel für nichts anderes ansehen, als für Lymphräume. „Hat erst die Nabelschnur eine gewisse Dicke erreicht, was um den sechsten Fötalmonat der Fall ist, dann ändert sich das Bild in der Art, dass nun die Zellen von Fibrillenmassen eng umschlossen werden und dass diese letzteren von hellen Räumen durchzogen sind. Diese Räume . . . stellen vielmehr das lymphatische System dar, welches man seit mehreren Dezennien kennt und durch Injektion längst sichtbar gemacht hat."[1]) Um in der Deutung dieser Räume ganz sicher zu gehen, wurden Präparate mit der Hansenschen Färbung behandelt. Dabei nahm die in den grösseren Spalträumen der Nabelschnur befindliche, geronnene Lymphe einen bräunlichen Ton an, welcher sich sehr deutlich von dem roten der Bindegewebsbündel unterschied. Die geronnenen Netze liessen sich an vielen Stellen unschwer in die kleinen, die einzelnen Zellen umgebenden Räume hineinverfolgen.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen vom fertigen Bindegewebe in der Nabelschnur wende ich mich jetzt zur Schilderung der Entwickelung der Fibrillen selbst. Es ist zu entscheiden, ob sie sich intra cellulam bilden, wie es Flemming und seine Schüler annehmen, oder ob sie extracellulärer Natur sind, wie es von Fr. Merkel und v. Ebner behauptet wurde. Zu

[1]) Fr. Merkel, Naturforscherversammlung zu Nürnberg. 1893. S. 400.

diesem Zweck wäre es am besten, die ganz frühen Stadien zu untersuchen, wo die Fibrillenbildung überhaupt zum ersten Mal auftritt. Leider war mir dies nicht möglich, weil es mir an dem geeigneten Material fehlte. Ausserdem wissen wir nicht mit Sicherheit, wann dieser Vorgang im menschlichen Nabelstrang zuerst stattfindet. Merkel fand bei seinen Untersuchungen beim sechswöchentlichen Embryo noch keine Fibrillen: „Bei sechswöchentlichen Embryonen findet man in der Nabelschnur lediglich ein Zellnetz, in dessen Maschen Gallertgewebe suspendiert ist. Nach kurzer Zeit schon treten in letzterem Fasern auf, welche mit den Zellen zuerst in gar keiner nachweisbaren Beziehung stehen“[1]), während Spalteholz auf dem Anatomenkongress in Rostock schon beim fünfwöchentlichen Fötus das Auftreten von Fasern zeigte. Die Differenz erklärt sich vielleicht, wie Spalteholz (l. c.) wohl richtig sagt, durch die verbesserten Methoden, welche die ersten Spuren der Fibrillen deutlicher erkennen lassen. Wir wissen, dass die fibrilläre Masse im Nabelstrang mit dessen Dicke stetig zunimmt, so dass man ohne weiteres annehmen darf, dass auch später noch die Neubildung von Bindegewebsfibrillen stattfindet, was denn auch, wie bekannt in der Tat der Fall ist. Die Bindegewebszellen sind gross, was das Studium und die richtige Beurteilung der Verhältnisse sehr erleichtert. An Längsschnitten des Nabelstranges von Embryonen aus der 15. Woche bis zur Reife sehen an dem mit Eisenhämatoxylin behandelten Präparate die fertigen Fibrillen gelblich aus und bei Präparaten verschiedenen Alters liegen sie immer zwischen den Zellen. Ausserdem finden sich noch Fasern, welche sich etwas anders färben; sie erscheinen nämlich sogar bei stärkerer Entfärbung dunkel. Diese fibrillenartigen Gebilde ziehen, stets dicht auf der Zelle liegend, von einer Zelle auf die andere, von einem Ausläufer auf den anderen kontinuierlich

[1]) Fr. Merkel, Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Basel. 1895. S. 42.

über mehrere Zellen (Taf. 11, Fig. 1, 2, 3). Der Dicke und Länge nach sehen sie den zwischen den Zellen verlaufenden fertigen Bindegewebsfibrillen vollkommen gleich aus, ihr Verlauf ist denselben auch entsprechend. Ihrem Aussehen nach scheinen sie überhaupt den von Flemming beschriebenen gleich zu sein, nur die Lage differiert. Um diese epicelluläre Lage sicherer zu konstatieren, suchte ich bei demselben Präparat Schrägschnitte auf, (Fig. 5 a b c) welche reine Längsschnittbetrachtung bestätigten und auch meine Querschnitte von denselben Objektstücken zeigten mir klar, dass diese Fibrillen tatsächlich auf der Oberfläche der Zelle liegen (Fig. 4). An ihnen sieht man, dass die Bindegewebszellen von einer ganz feinen und dünnen Grenzschichte überzogen sind, welche im Querschnitt als schmaler dunkler Ring hervortritt und auf dieser Grenzschichte liegen die Durchschnitte der Fasern, welche als regelmässige runde dunkle Punkte erscheinen, deren Fasernatur durch Drehen der Mikrometerschraube unschwer zu erweisen ist. Die Fasern liegen also ausgesprochen epicellulär und sind in Verbindung mit einer vom Zellprotoplasma sehr deutlich unterscheidbaren Oberflächenschichte. Nach meinen Erfahrungen kann ich Spuler nicht zustimmen, wenn er sagt, dass „Querschnitte wenig brauchbare Präparate geben." Ich muss vielmehr behaupten, dass nur sie eine wirklich einwandfreie Entscheidung zulassen, eine Ansicht, in welcher ich durch die von Laguesse gegebenen Abbildungen bestärkt werde. Sieht man sich in der Litteratur der letzten Jahre um, dann bekommt man den Eindruck, dass diese Beobachtung eigentlich von allen Untersuchern in ganz ähnlicher Weise gemacht worden ist. Flemming schliesst sich in seiner letzten Arbeit (1902 S. 9) zwar nochmals der Schulzeschen Lehre von der cellulären Entstehung der Fibrillen vollständig an „aber unter der ausdrücklichen Hervorhebung, dass sie nahe der Oberfläche im peripherischen Teil der Zelle erfolgt." Er steht mit dieser Erklärung ausgesprochenermassen unter dem

Einfluss der Darstellung von Hansen, welcher die Fibrillen in einer von ihm Ektoplasma genannten Oberflächenschichte entstehen lässt, welches aus dem Endoplasma (Protoplasma sensu strict.) durch eine Umwandlung desselben entsteht. Vermutlich ist auch die Ansicht von Mall die gleiche, wenn er sagt, dass Kern und Endoplasma der Bindegewebszellen auf den Bündeln des anastomosierenden Exoplasma liegen. Im Lauf der Zeit reissen die Anastomosen und das Exoplasma spaltet sich, um die eigentlichen Bindegewebsfibrillen entstehen zu lassen. Ich kann in diesen Beschreibungen keinen wesentlichen Unterschied von meinen eigenen Beobachtungen erblicken, bin aber allerdings nicht im stande, danach die Entstehung der Fibrillen eine intracelluläre zu nennen. Laguesse kommt auch zu dem gleichen Schlusse. Er findet, dass dem Erscheinen der Fasern immer die Bildung einer amorphen Substanz vorhergeht, in welcher sie dann entstehen. Die Abbildungen des verdienten und genauen Beobachters treffen auch mit dem, was ich selbst gesehen habe, zusammen. v. Ebner ferner wird nicht müde, immer wieder von neuem zu betonen, dass die Fibrillen nicht direkt aus den Plasmafäserchen (Mitom) der Zellen abgeleitet werden können, sondern dass sie erst sekundär in einer Substanz entstehen, welche von Zellen nach Art einer Cuticularsubstanz abgeschieden wird. Einen wesentlichen Unterschied zwischen allen diesen Darstellungen finde ich, wie gesagt, nicht, muss vielmehr glauben, dass die genannten Beobachter dasselbe gesehen haben, was auch mir vorgelegen hat. Die Färbung mit Eisenhämatoxylin zeigt auf das deutlichste, dass die zuletzt referierte Schilderung von v. Ebner dem tatsächlichen Verhalten am besten entspricht. Zweifellos hat schon Lwoff die in Rede stehenden Dinge vor sich gehabt, wenn er sagt, dass „an der Oberfläche der Zellen blasse Streifen und am Rande des Präparates manchmal ganz deutliche Fäden oder Fibrillen zu bemerken sind. Diese Fibrillen liegen dem Zellkörper so

dicht an, dass sie mit der Oberfläche der Zellen zusammenzufliessen scheinen.“ Ich kann ihm nur darin nicht zustimmen, dass sie „zusammenzufliessen scheinen.“ Dies wird durch Querschnitte der Zellen, welche ihm nicht vorgelegen haben, klar erwiesen. Wenn Flemming (1897 S. 172) die Ergebnisse von Lwoff dahin erweitert „dass ihre Anlage vielmehr noch in den peripheren Teil des Zellleibes fällt“, so irrt er eben, wie oben ausgeführt wurde, und es ist aus seinen Abbildungen sehr schwer zu erklären, wie er durch sie seine Ansicht unterstützen will.

Angesichts der Übereinstimmung in den Beobachtungen, wenn auch nicht in den Deutungen, ist es wohl nicht nötig, die Mitteilungen, welche durch sie überholt sind, einer ausführlichen kritischen Besprechung zu unterziehen.

Es entsteht nun die wichtige Frage, ob diese auf der Oberfläche der Zellen liegenden Fasern fertige collagene Fibrillen sind, oder nicht. Dies ist zu verneinen, da ihr mikrochemisches Verhalten von dem der unzweifelhaften Bindegewebsfibrillen abweicht. Um ihre Natur näher zu prüfen, wurden frische Nabelschnüre von neugeborenen Kindern gekocht. An diesen Präparaten waren die Bindegewebszellen gut erhalten und die sämtlichen collagenen Fasern zeigten sich in Leim umgewandelt; es fand sich, dass die den Zellen aufliegenden, vorher so regelmässigen Fasern ebenfalls gewisse Veränderungen erlitten hatten, indem sie nicht mehr eine so regelmässige fibrilläre Form zeigten, sondern aufgequollen erschienen, kolbige Verdickungen bekommen hatten und indem oft mehrere Fasern zusammengebacken waren. Diese Bilder deuten darauf hin, dass sie beim Kochen widerstandsfähiger sind, als die echten collagenen Fasern, dass sie aber doch nicht die Widerstandskraft des Protoplasmas besitzen, so dass man sie wohl mit dem Ausdruck präcollagen bezeichnen darf. Umgekehrt wurden die in Alkohol fixierten Objekte mit Trypsin verdaut. An solchen

Präparaten sieht man die collagenen Fasern erhalten, die Bindegewebszellen sind verschwunden, auch die präcollagenen Fasern fehlen. Die Versuche wurden mit den gleichen Resultaten mehrfach wiederholt. Von Färbungsmethoden wurde noch die Bielschofskische angewandt. Die echten collagenen Fasern färbten sich mit ihr in der bekannten Weise tintenschwarz, die epicellulären nahmen keine Färbung an. Dieselben sind also nach allen diesen Versuchen zweifellos nicht als echte collagene anzusehen. Ich habe dieselben in den verschiedensten Altersstufen beobachtet, während sie in manchen Präparaten fehlten. Man wird vielleicht annehmen dürfen, dass sie in diesen Fällen sich von den Zellen bereits abgehoben haben und nun in einem gewissen Abstand von denselben liegend — collagen geworden sind. Kein einziges Mal habe ich diese Fibrillen intra cellulam gesehen und konnte überhaupt keine irgendwelche andere Fasern intracellulär finden. Obgleich es nach den mitgeteilten Untersuchungen durchaus unwahrscheinlich war, dass die fraglichen Gebilde elastische Fasern sind, machte ich doch noch mehrere Präparate von denselben Objektstücken mit Elastinfärbung nach Weigert, konnte jedoch in den Nabelschnüren mit Ausnahme der in den Gefässhäuten liegenden überhaupt keine elastischen Fasern nachweisen. Es bleibt deswegen nichts anderes übrig, als diese Fasern für werdende Bindegewebsfibrillen zu halten.

Es ist nun die weitere Frage aufzuwerfen, wie diese Vorläufer der collagenen Fasern selbst entstehen. Lwoff meint unter dem Einfluss seiner Meinung von der intracellulären Bildung der Fibrillen, dass sie auf Kosten des Protoplasmas entstünden. „Der Zellkörper ist noch schmäler geworden, was offenbar im Zusammenhang mit der Zunahme der Masse der Fibrillen ist“. Die Bindegewebszellen werden aber bei der Fibrillenbildung gar nicht schmäler! Im Gegenteil, sie werden um so grösser, je mehr Fibrillen erscheinen, das heisst je mehr sich der Fötus der Reife nähert. Merkel sagt denn auch



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

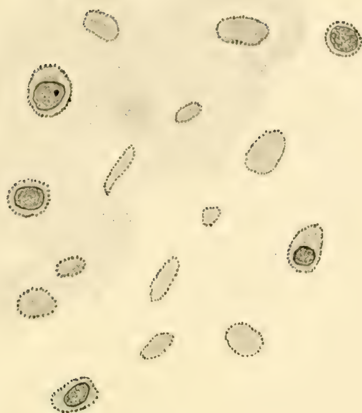


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 7.



Fig. 6.



Fig. 8.

Golowinski.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

schon: „Es würde sich sonst kaum erklären lassen, wie der die Zellen umgebende Fibrillenmantel immer dicker wird, ohne dass die Zellen schliesslich ganz verbraucht werden, was eben nicht geschieht". Wenn Lwoff sagt: „Man kann bemerken, dass je weiter die Entwickelung der Fibrillen fortschreitet, desto häufiger Bilder vorkommen, wo zwischen den Fibrillen nur Kerne zu liegen scheinen, was mit der Annahme übereinstimmt, dass die Zellsubstanz nach und nach sich verändert und das veränderte Zellprotoplasma in die fibrillenbildende Substanz sich verwandelt", so erklärt sich dies wohl daraus, dass er das zarte Protoplasma mit seinen Methoden nicht sichtbar zu machen vermochte. An meinen Präparaten konnte ich andererseits die Behauptung von Merkel und v. Ebner, dass die Fibrillenbildung aus intercellulärer Substanz und zwar in grösserer Entfernung von den Zellen stattfindet, nicht bestätigen, da die Fibrillenbildung an den von mir untersuchten Nabelschnüren nur auf der Zelle, immer im Kontakt mit deren Oberfläche geschieht. Die Fibrillenbildung geht dabei in folgender Weise vor sich. Bevor die präcollagenen Fasern sichtbar werden, sind die Zellen mit zahlreichen, unzweifelhaft epicellulär liegenden Körnchen bedeckt, welche in Eisenhämatoxylin dieselbe Farbe annehmen wie die präcollagenen Fasern selbst (Fig. 6). Diese Körnchen sind zuerst unregelmässig auf der Oberfläche der Zellen verstreut, in der Folge aber stellen sie sich, vermutlich unter dem Einfluss der Zellen selbst, reihenweise ein, (Fig. 7) wobei sie wie die präcollagenen Fibrillen, von einer Zelle auf die andere übergehen. Diese Körnchenreihen fliessen endlich zu den präcollagenen Fasern zusammen. Schliesslich werden sie von den Zellen frei und wandeln sich in collagene Fasern um. Dass diese Metamorphose tatsächlich in dieser Reihenfolge vor sich geht, scheint mir dadurch bewiesen zu werden, dass ich neben den Zellen ausser collagenen Fasern auch präcollagene gesehen habe. Nun kann auf der Zellenoberfläche von neuem der Prozess der Körnchen- und Fibrillenbildung beginnen.

Um die beobachteten Tatsachen noch weiter zu stützen, hielt ich für nötig, noch andere Beobachtungen anzustellen. Ich verfolgte die Entwickelung der Fibrillen unter pathologischen Umständen — im neugebildeten Gewebe. In diesem Falle benutzte ich die mir von Herrn Prof. Borst freundlichst angegebene Methode. Aus Celloidin wurden Würfel von 5 mm Seite hergestellt und mit einer feinen Nadel mehrfach durchstochen; dieselben wurden dann unter aseptischen Kautelen subcutan und intermuskulär eingeführt und eingeheilt. In Zeitintervallen von je acht Tagen wurden die Würfel herausgenommen und nach der oben beschriebenen Art weiter behandelt. Wenn man derartige Fremdkörper einführt, dann tritt zuerst Zelleinwanderung ein und gegen den zehnten Tag der Einheilung beginnt die Fibrillenbildung von Fibroblasten aus. Diese Fibroblasten vergrössern sich und können untereinander in Verbindung treten. Kurz vor der Fibrillenbildung färben sie sich stärker und sehen aus, als ob sie mit feinen Granula bedeckt wären, ähnlich wie es schon beim Nabel strang von mir erwähnt wurde. Dann treten auf der Oberfläche deutliche dunkel gefärbte Streifen auf, welche entlang den Fibroblasten ziehen (Fig. 8b). An den zufällig im Präparat vorhandenen Querschnitten sieht man, dass die sich bildenden Fibrillen epicellulär liegen (Fig. 8a). Um den fünfzehnten Tag sind die Fibrillen schon reichlich gebildet. Am zwanzigsten Tag hat die Fibrillenbildung aufgehört und die Zellen beginnen jetzt sich allmählich zu reduzieren, bis schliesslich einige von ihnen als Spindelzellen zwischen den Fibrillen liegen bleiben, während bei anderen das Protoplasma ziemlich stark zurückgeht. Diese letzteren erscheinen dann als kleine runde Zellen.

In der Art der Fibrillenbildung besteht also zwischen normalem und pathologisch entstehendem Bindegewebe ein wesentlicher Unterschied nicht. In beiden Fällen liegen die Fibrillen epicellulär und stellen ein indirektes Produkt der Zellen dar.

Die beschriebenen Körnchen, welche zu den präcollagenen Fibrillen zusammenfliessen, sind schon von anderen Beobachtern gesehen worden, so schon von Boll. Lwoff sagt (S. 192): „Oft ist die Oberfläche der Zellen mit Körnern besetzt. Ich stimme Boll zu, wenn er diese Körner auf Überreste des Protoplasmas der Zellen zurückführt; daraus glaube ich erklärt sich, dass man sie am häufigsten auf der Oberfläche der Zellen und deren Ausläufern findet, nämlich gerade da, wo die Bildung der neuen Fibrillen vor sich geht". Er hält sie für bedeutungslos. Flemming macht nebenbei Mitteilung über intracelluläre Granula, er sieht sogar Fäden aus solchen Körnchen bestehen, doch will er sie nicht in Zusammenhang mit der Fibrillenbildung bringen. Auch Reincke (S. 386) verlegt nach Massgabe seiner Anschauung im ganzen die Körnchen ins Innere des Zellprotoplasmas, denkt aber schon daran, dass es sich in ihnen um Vorstufen der collagenen Fasern handeln könne. Spuler sagt (S. 147): „Man erkennt im Protoplasma feine Streifen, welche deutlich aus einzelnen blassrot gefärbten Körnchen bestehen. In der Zellperipherie sind die einzelnen Fäden deutlich zu verfolgen — die Fortsetzung der Körnchenreihen in die Fibrillen, welche keine Körnelung erkennen lassen, war mit aller Sicherheit zu konstatieren. Zum Beweise, dass diese Gebilde intracellulär liegen, will Spuler Wert auf die Höhendifferenz in der Lage der Fibrillen bei Betrachtung der Längsschnitte legen, nach meiner Ansicht mit Unrecht, da eben, wie oben gesagt, nur Querschnite der Zellen eine sichere Lagebestimmung erlauben.

Die sehr interessante und wichtige Frage, ob die Bindegewebsfibrillen, wenn sie einmal fertig gebildet sind, noch weiter wachsen, fällt nicht in den Rahmen der vorliegenden Untersuchung, sie wurde deshalb auch nicht weiter verfolgt. Wir dürfen darüber von den fortgesetzten Studien von v. Ebner und v. Korff noch weitere Aufschlüsse erwarten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, zum Schlusse Herrn Prof. Merkel für die Anregung zu dieser Arbeit und seine vielseitige Unterstützung bei ihrer Anfertigung meinen ehrerbietigsten Dank zu sagen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Borst für die Förderung der pathologischen Untersuchungen, Herrn Prof. Runge für die gütige Bereitstellung von Material und Herrn Prof. Kallius für das stets bewiesene Interesse an meiner Arbeit zu grossem Dank verpflichtet.

Litteraturverzeichnis.

1. Boll, Fr., Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Gewebe. Arch. für mikr. Anat. Bd. 8. S. 28. 1872.
2. Bruch, Über Bindegewebe. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. 3. S. 151. 1854.
3. — Die Diagnose der bösartigen Geschwülste. Mainz, 1847.
4. Donders, Form, Mischung und Funktion der elementaren Gewebe etc. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 3. S. 348. 1853.
5. Drummond, Researches on the mode of development of the tissues in the mammalian body. Monthly Journ. Oct. 1853.
6. Ebner, V. v., Über die Entwickelung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Math. natw. Kl. Bd. 115 Abt. III. Mai 1906.
7. — Von der Chorda dorsalis von Myxine etc. Sitzungsber. der Wiener Akademie Bd. 101 Abt. III. S. 133. 1895.
8. — Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 62. 1890.
9. Flemming, W., Zur Entwickelungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internat. Beiträge zur wissensch. Medizin. Festschrift f. Virchow. Bd. I. 1891.
10. — Über die Entwickelung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897. S. 171
11. — Die Histogenese der Stützsubstanzen der Bindesubstanzgruppe. Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere, herausg. von O. Hertwig. III. 2. S 139. 1902.
12. Hansen, Fr. C. C., Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz. 16. Bd. S. 417. 1899. — Auch in Verhandlungen der Anat. Gesellschaften Kiel und Tübingen, sowie zwei dänischen Abhandlungen.
13. Henle, Allgemeine Anatomie. 1841. S. 197 und 397.

14. Henle-Merkel, Über die sogenannte Bindesubstanz der Centralorgane des Nervensystems. Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 36. S. 57. 1868.

15. v. Hessling, Illustr. mediz. Zeitung. 1852.

16. Kilian, Die Struktur des Uterus bei Tieren. Zeitschr. f. rat. Med. Bd. VIII. 1849.

17. Koelliker, A., Mikroskopische Anatomie, Bd. I. S. 257. 1850.

18. Koelliker, Über die Entwickelung der sog. Kernfasern etc. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. 3. S. 1. 1842.

19. Kollmann, Strukturlose Membranen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Sitzungsber. d. k. bair. Akademie der Wissensch. Heft 2. S. 163. 1876.

20. — Häutchenzellen und Myxom. Arch. f. patholog. Anatomie. Bd. 68. S. 575. 1876.

21. Korff, v., Die Entwickelung der Zahnbein-Grundsubstanz der Säugetiere Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67. S. 1. 1906.

22. Krause, W., Die Bedeutung des Bindegewebes. Göschens Deutsche Klinik. Nr. 20. 1871.

23. Kusnetzoff, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Cutis. Sitzungsber. d. Wiener Akademie Bd. 56. 1866.

24. Laguesse, E., Sur l'histogénèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate chez les sélaciens. Arch. d'anatomie microscopique. T. VI. S. 99. 1903.

25. Lwoff, Über die Entwickelung der Fibrillen des Bindegewebes. Wiener Sitzungsber. Mat. nat. Kl. Bd. 98. S. 184. 1889.

26. Mall, F. P., On the development of the connective tissues from the connective-tissue Syncytium. American journal of Anatomy Vol. 1. S. 329. 1902.

27. Mandl, Anatomie microscop. T. II. Histogénèse. Paris 1857.

28. Merkel, Fr., Über das Bindegewebe der Nabelschnur. Verhandl. d. Naturforschervers. in Nürnberg. II. Tl. 2. Hälfte S. 400. 1893.

29. — Zur Histogenese des Bindegewebes. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. in Basel. S. 41. 1895.

30. Obersteiner, Über Entwickelung und Wachstum der Sehne. Wiener Sitzungsber. Bd. 16. 1867.

31. Ranvier, Développment du tissu conjonctif. Traité tech. d'histologie S. 402 ff. 1875.

32. Reinke, Zellenstudien. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 43. S. 381. 1894.

33. Rollet, Entwickelung des Bindegewebes in Strickers Handbuch der Gewebelehre. Bd. 1. S. 61 ff. 1871.

34. — Über die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Unters. Physiol.-histolog. Institut in Graz. 1873.

35. Schwann, Th., Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin 1839. S. 135—140.

36. Spalteholz, Über die Beziehungen zwischen den Bindegewebsfasern und -Zellen. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 20. Versammlung. Rostock 1906.
37. Spuler, Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanzen. Anat. Hefte Abt 1. Heft 21. Bd. 7. S. 117. 1896.
38. Valentin im Handwörterbuch der Physiologie von R. Wagner, Bd. 1. S. 670.
39. Virchow, Über die Identität von Knochen- Knorpel- und Bindegewebskörperchen, sowie über Schleimgewebe. Verhandl. d. Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. Bd. 2. S. 150. 1852.
40. Young, Zur Anatomie der ödematösen Haut, Wiener Sitzungsber. 57. 1868.

Tafelerklärung.

Tafel 11.

Fig. 1. Bindegewebszelle aus dem Nabelstrang des Neugeborenen. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Bindegewebsfibrillen fertig „epicellulär" gebildet. Gezeichnet: Zeiss. Ocul. 4. Apochr. Object. Immers. 3,0 mm. Apert. 1,40.

Fig. 2. Bindegewebszelle (aus der Adventitia) aus dem Nabelstrang des Fötus von 14 Wochen. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Bindegewebsfibrillen fertig epicellulär gebildet. Gezeichnet: Zeiss. Ocul. 8. Apochr. Object. Immers. 3,0 mm. Apert. 1,40.

Fig. 3. Bindegewebszelle aus dem Nabelstrang des Schweines von 15 cm Länge. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Bindegewebsfibrillen fertig epicellulär gebildet. Gezeichnet: Zeiss. Ocul. 8. Apochr. Object. Immers. 3,0 mm. Apert. 1,40.

Tafel 12.

Fig. 4. Bindegewebszellen aus der Nabelschnur eines neugeborenen Kindes. Querschnitt. Die Zellen sind quer durchgeschnitten und darum herum liegt fertige auch quer getroffene fibrilläre Substanz. Die Zellen dicht umgebende scheinbaren Körnchen sind quer getroffene epicellulär gebildete Fibrillen, welche noch nicht abgestossen sind. Gezeichnet: Zeiss. Ocul. 4. Object. Apochr. Immers. 3,0 mm. Apert. 1,40.

Fig. 5. Bindegewebszellen aus dem Nabelstrang des menschlichen Embryo von 14 Wochen. Die Zellen sind mit „epicellulär" liegenden Fibrillen schräg und eine fast quer getroffen. Gezeichnet: Zeiss. Ocul. 8. Object. Apochr. Immers. 3,0. Apert. 1,40.

Fig. 6. Bindegewebe miteinander communicierend aus dem Nabelstrang eines Embryo von 24 Wochen. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Die Zellen sind im Stadium der Sekretion der Granula, welche epicellulär liegen und aus welchen dann die Fibrillen gebildet werden. Gezeichnet: Zeiss. Ocul. 8. Apochr. Object. Immers. 3,0 mm. Apert. 1,40. Tubus ausgez. bis 17.

Fig. 7. Bindegewebszelle aus dem Nabelstrang des Frühgeborenen. 8 Wochen. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Bindegewebsfibrillen im Stadium der Bildung aus den epicellulär liegenden Granula. Gezeichnet: Zeiss. Ocul. 8. Apochr. Object. Immers. 3,0 mm. Apert. 1,40.

Tafel 13.

Fig. 8. Fremdkörpereinteilung subcutan beim Kaninchen. 10. Tag. Fibrillenbildung. a) Fibroblast etwas schräg getroffen. Neugebildete Fibrillen epicellulär liegend. b) Fibroblasten im Stadium der Fibrillenbildung. Neugebildete Fibrillen epicellulär liegend.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B.
Geh. Hofrat Prof. Dr. R. Wiedersheim.

HISTIOGENETISCHE UNTERSUCHUNGEN.

ERSTER TEIL.

VON

AUREL von SZILY,
FREIBURG I. B.

Mit 22 Figuren auf den Tafeln 14/25 und 1 Figur im Text.

Einleitendes.

Sind die sog. Keimblätter spezifisch?

»Wenn bei den Wirbeltieren die Gastrulation beendet ist, und die Keimblätter gebildet sind« — sagt H. E. Ziegler (92) in seinem Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, — »so haben diese Keimblätter ganz getrennte Aufgaben in Bezug auf ihre Beteiligung an den Organen, und die Bildung der Gewebe. Dieser Satz spricht die Lehre von der Spezifität der Keimblätter aus, welches eines der wichtigsten allgemeinen Resultate der embryologischen Forschung ist.«

Diese Worte drücken wohl am bestimmtesten und treffendsten jene Ansicht aus, welche allgemein gelehrt und geglaubt wird.

Die Organe und Gewebe, aus denen der tierische Körper zusammengesetzt ist, entstehen aus den Keimblättern, auch wohl Primitivorgane genannt. Es soll nun ein jedes Keimblatt nur eine ganz bestimmte Art von Organen und Geweben liefern. Nie entsteht das Nervensystem aus dem inneren, der Darm mit seinen Anhangsorganen aus dem äusseren Keimblatte; vielmehr entstehen nach Rabl (69) — dem eifrigsten Verfechter dieser Lehre — die homologen, morphologisch gleichwertigen Organe stets aus derselben Anlage, aus demselben Keimblatte. Das Ektoderm oder äussere Keimblatt liefert überall die äussere Bedeckung des Körpers, das Epithel der äusseren Haut und ihrer Anhangsorgane; es

liefert ferner überall das Nervensystem und die wichtigsten Teile der Sinnesorgane. Das Mesoderm oder mittlere Keimblatt lässt überall die Muskulatur und das Skelett, also die aktiven und passiven Bewegungsorgane hervorgehen; überall entwickeln sich aus ihm die harnbereitenden Organe und die Geschlechtsdrüsen. Das Entoderm oder innere Keimblatt endlich liefert überall das innere Oberflächenepithel des Darms und seiner Anhangsorgane, der grossen und kleinen Drüsen, mögen diese in dauernder Verbindung mit dem Darm bleiben oder sich, wie Thyreoidea und Thymus sekundär von ihm ablösen; es lässt auch stets das primäre Axenskelett des Körpers, die Chorda dorsalis, hervorgehen.

In engster Beziehung zu dieser Lehre steht die von der Homologie der Keimblätter, welche — wie Rabl (69) in seiner geistreichen Rede über »Homologie und Eigenart« ausgeführt hat — nichts anderes darstellt als die Verallgemeinerung der auf vergleichend-embryologischem Wege gewonnenen Resultate der Organogenese. Wenn wir annehmen, dass das Nervensystem der Fische und der Amphibien und das Nervensystem der Reptilien, Vögel und Säugetiere morphologisch gleichwertige, oder wie wir uns ausdrücken, homologe Bildungen sind; und wenn wir dann finden, dass es überall aus der gleichen Grundlage, dass es überall aus dem Ektoderm, oder äusseren Keimblatte den Ursprung nimmt, so dürfen wir wohl auch sagen, dass das Ektoderm der Fische dem Ektoderm der Amphibien oder dem Ektoderm der Reptilien oder der andern Wirbeltiere homolog, morphologisch gleichwertig ist. So leitet sich also von der Art der Entwicklung der Organe, von ihren genetischen Beziehungen zu den Keimblättern, die wichtige Lehre von der Homologie der Keimblätter selbst ab.

Die entsprechenden Keimblätter der verschiedenen Spezies des Tierreiches sollen unter einander homolog sein, bei den einzelnen Arten aber ihre Spezifität streng bewahren. Demnach

sei es völlig ausgeschlossen, dass ein Keimblatt Gewebe erzeuge, »welche ihm nicht zukommen« (92, pag. 43).

Diesem schroff ausgesprochenen Standpunkt gegenüber steht eine Reihe von gegenteiligen Beobachtungen, die hin und wieder in der Literatur auftauchen, bald in Form vorsichtiger Äusserungen gekleidet, bald zu ausgedehnten Untersuchungen gediehen. Es sei mir gestattet hier an dieser Stelle eine kurze Übersicht dieser Schriften zu geben.

Zur Orientierung schicke ich einige Worte über den heutigen Stand der Keimblattlehre voraus, die uns als Rahmen für die weiteren Ausführungen dienen mögen.

Es ist wohl allgemein mit Hertwig (29) unter der Bezeichnung Keimblatt eine Lage embryonaler Zellen zu verstehen, die untereinander zu einer Art Epithel verbunden sind, und zur Begrenzung von Körperoberflächen dienen. Nach Ablauf des Furchungsprozesses ist nur ein Keimblatt vorhanden, nämlich das Epithel der Keimblase. Aus diesem bildet sich durch die Gastrulation das innere Keimblatt, während die beiden mittleren Keimblätter durch die Coelomation (Leibeshöhlenbildung) entstehen, indem sich aus dem Urdarm 2 Leibessäcke ausstülpen und zwischen die beiden primären Keimblätter trennend hineinwachsen.

Es ist nun bekannt, dass die Keimblätter, namentlich am Anfange ihrer Entwicklung veränderliche Grössen darstellen, und nicht scharf gegeneinander begrenzt sind. Äusseres, inneres und mittleres Keimblatt zeigen nur einen Gegensatz, nämlich den der Lage der Zellen, die sich jedoch zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung verändert. So kommt es, dass Zellen, die auf früheren Stadien der Gastrulation im äussern Keimblatt liegen, auf späteren Stadien durch Einstülpung am Urmundrand zu Bestandteilen des inneren oder mittleren Keimblattes werden. — Aber selbst nachdem die 3 Keimblätter schon entwickelt sind, ihre Spezifität also schon zu Recht bestehen

sollte, stösst der Versuch, eine scharfe Grenze zwischen ihnen zu ziehen, stellenweise auf Schwierigkeiten. Die Chorda entwickelt sich nämlich aus einer Stelle der Embryonalanlage, an welcher zeitweise, wie am Urmund der Selachier und Amphibien und am Hensenschen Knoten der Amnioten alle 3 Keimblätter zusammenstossen und ineinander übergehen. Es liesse sich nach den Nachbarschafts- und Lagebeziehungen der Chordazellen der Beweis für die Zugehörigkeit zu einem jeden der drei Keimblätter beibringen. Hertwig hält sich daher für berechtigt, das Zellmaterial für die Bildung der Chorda überhaupt nicht mehr zu einem der 3 Keimblätter hinzuzurechnen, sondern als eine eigene Anlage — Chordaanlage — zu bezeichnen.

Eine andere Frage, die oft von den Gegnern der Keimblätterlehre mit Recht oder Unrecht gegen sie ins Feld geführt wurde, ist die von der Entstehung des Mesoderms. Gingen doch manche soweit wie Kleinenberg (36) zu erklären: »Es gibt kein Mesoderm«. Es unterliegt keinem Zweifel, dass der Begriff des Mesoderms nicht einwandsfrei festgestellt ist. Die Versuche, die Unterschiede, welche bei der Entwicklung des Mesoderms vorhanden sind, unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen, sind theoretische Spekulationen. Trotzdem können wir in der Beziehung Klaatsch (35) nicht Recht geben, wenn er auf Grund der so verschiedenen Entwicklung bei den einzelnen Tierklassen die Spezifität des mittleren Keimblattes anzweifelt, denn die konnte sich ja wohl erst mit vollendeter Ausbildung des Mesoderms eingestellt haben.

Wir kommen nun auf die Frage nach der Herkunft des Mesenchyms zu sprechen, den wichtigsten Punkt bei der Beurteilung des Problems von der »Spezifität der Keimblätter.«

Den Begriff des Mesenchyms haben die Gebrüder Hertwig eingeführt. Sie unterscheiden die epithelial angeordneten Zelllagen des mittleren Keimblattes, welche nach ihrer Coelomtheorie

durch Einstülpung entstanden sein sollen, von Zellen, die aus dem epithelialen Verbande ausgeschieden sind, und die Stützsubstanzen und das Blut bilden; diese Zellen stellen das Mesenchym dar. Mesenchym findet sich bereits bei den Coelenteraten und lässt sich aufwärts bis zu den Vertebraten verfolgen.

Die Herkunft der Mesenchymzellen ist nun eine Frage von allergrösster Wichtigkeit. Die Ansicht der überwiegenden Zahl hervorragender Forscher ist, dass dieses embryonale Stützsubstanzgewebe, das Mesenchym, von den Ursegmenten und zwar ausschliesslich von diesen abstammt. Neuerdings sind auch noch andere Stellen des mittleren Keimblattes namhaft gemacht worden, welchen die Fähigkeit, Mesenchymzellen zu bilden, zukommt. Für völlig ausgeschlossen gilt es hingegen, dass sich vom Ektoderm solche Zellen ablösen. Die Neuroglia, die ektodermale Stützsubstanz des Nervensystems wird als Gewebe besonderer Art von den eigentlichen Bindesubstanzen, die durchweg mesodermaler Natur sind, unterschieden.

Ein merkwürdiger Zufall will es, dass ich die Reihe der Beobachter, deren Befunde gegen die bisherige Annahme zu sprechen schienen, mit dem Forscher eröffnen kann, dessen dogmatisch gehaltenen Worte als Einleitung zu diesem Kapitel dienten.

H. E. Ziegler sagt in seiner Abhandlung über die Entwicklung von Cyclas (91), die Mitte der 80-er Jahre erschien, dass er geneigt sei, die Abstammung des Mesenchyms von zwei Urzellen anzunehmen, es sei aber nicht unwahrscheinlich, dass an bestimmten Stellen des Ektoderms »Mesenchymzellen« auch vom Ektoderm aus entstehen. Ziegler beruft sich als Gewährsmann auf Fol, der ähnliche Angaben über die Mesodermbildung der Heteropoden und Pteropoden gemacht hat.

Hierauf gab ihm Rabl (67) den Rat, bei so günstigen Keimen, wie denen von Cyclas, die frühesten Entwicklungs-

stadien nicht aus Schnittserien zu konstruieren und sich mehr auf sich selbst als auf andere zu verlassen. Es ist nicht uninteressant der Äusserung von Rabl Beachtung zu schenken, umso mehr, da sie die erste Einmischung von seiten dieses Forschers ist, der von Anfang an mit der ganzen Wucht seiner Persönlichkeit gegen die neuen Ideen in die Schranken trat.

Der erste, der für die Ausbreitung der Fähigkeit Mesenchym zu bilden auf sämtliche Keimblätter bei höheren Wirbeltieren eintrat, ist der Russe Kastschenko (30). Er kam auf Grund von Untersuchungen an Selachiermaterial, das er bei Dohrn auf der Zoologischen Station zu Neapel verarbeitet hat, zu Resultaten, die für unsere Frage von allergrösster Wichtigkeit sind. Er fasst sie in folgenden Worten zusammen: »Die zuerst von W. His eingeführte, dann von den Gebrüdern Hertwig und besonders von O. Hertwig umgestaltete Einteilung der embryonalen Gewebe in drei epitheliale Keimblätter (Archiblast von His) einerseits und das Mesenchym (Parablast von His) andererseits betrachte ich als sehr nützlich, obgleich meine Untersuchungen mir eine etwas abweichende Vorstellung über die Natur und die Herkunft des letzteren gebracht haben. Das Mesenschym (Bindegewebskeim) ist, meiner Ansicht nach, nichts anderes als die Summe der embryonalen Zellen, welche während der Bildung der ephithelialen Organe (im weiteren Sinne des Wortes) ungebraucht geblieben sind. (Köllikers Darstellungen über die Bindesubstanzbildung scheinen mir dieser Anschauung ziemlich nahe zu stehen). Das Mesenschym hat in sich selbst nichts spezifisches, hat sogar keine bestimmte Ursprungsquelle und Ursprungszeit, weil dasselbe zum Teil unmittelbar aus den Segmentationsprodukten, zum Teil aus verschiedenen Keimblättern und dabei noch während einer ziemlich langen Entwicklungsperiode, vom Anfang der Gastrulation und wenigstens bis zum Erscheinen der ersten Nerven-

Fig. 1.

Ep.

H.

Bz.

Mes.

Fig. 2.

Ep.

Mes.

Fl.

H.

Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

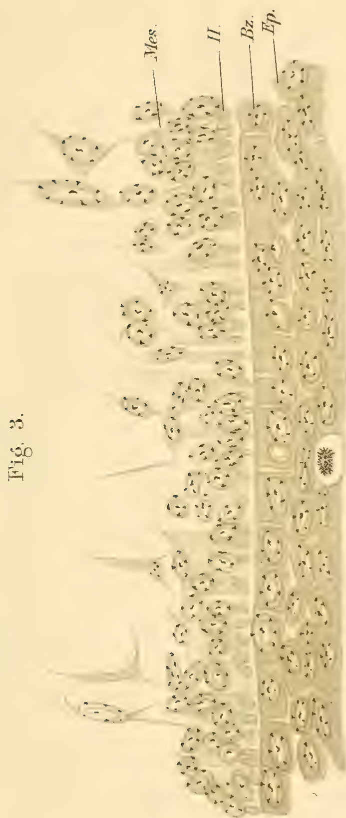


Fig. 3.



Fig. 4.

Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. *Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.*

stämme gebildet wird; es ist aber wahrscheinlich, dass seine Bildung noch später fortdauert«.

Dieser in der bescheidenen Form einer vorläufigen Mitteilung gehaltenen Arbeit ist meines Wissens keine ausführliche Publikation nachgefolgt. Es mussten daher erst ähnliche Stimmen von anderen Seiten laut werden, ehe der allgemeine Sturm losging, unter dem sie dann bald mehr oder weniger verstummten.

Fünf Jahre nach dem Auftreten von Kastschenko erschien eine Arbeit von seinem Landsmann Goronowitsch (19) unter dem Titel »Untersuchungen über die Entwicklung der sog. Ganglienleisten im Kopfe der Vogelembryonen«. Die Aufmerksamkeit dieses Forschers auf das Verhalten der Ganglienleisten im Hinterkopfe der Vogelembryonen wurde durch einen bei jungen Lachsen erhobenen Befund erweckt. Er fand es nämlich paradox und unmotiviert, dass die sog. Ganglienleiste in dem Gebiete des künftigen Mittelhirns am stärksten entwickelt ist, obgleich dort keine bedeutendere Ganglienmasse gebildet wird. Er hat diese Beobachtung an günstigerem Material, nämlich an Hühnerembryonen verfolgt und kam zu dem überraschenden Resultat, dass die Ganglienleiste im Hinterkopfe der Hühnerembryonen statt Ganglien ausschliesslich Bindegewebe liefere, während die ersteren viel später und an anderer Stelle zur Ausbildung kommen. Ausserdem bezeichnet er das »dorsolaterale« Ektoderm, und jene Stelle vor der Spitze der Chorda, an der zu einer gewissen Zeit das Ektoderm mit dem Entoderm (dem sog. Kopfdarm) zusammenstösst, als Bezirke, in denen Mesenchym entsteht. Er kommt zu dem Schlusse: »Die mesenchymbildende Tätigkeit des Ektoderms an verschiedenen Regionen des Kopfes zeigt uns, dass die Entstehung der Cutis aus Ektoderm auch möglich ist«.

Bei Goronowitsch findet sich auch die erste Andeutung,

dass sich wirkliche Skelettteile aus dem Ektoderm bilden können. Eine ähnliche Beobachtung liegt aus früherer Zeit für Cephalopoden von Bobretzky vor, bei denen Knorpelstücke, welche sich bei ausgewachsenen Exemplaren vorfinden, ektodermalen Ursprunges sein sollen. Goronowitsch äussert sich in einem Anhang an seine Arbeit über ähnliche Befunde, die von Sewertzoff bei Pelobates fuscus erhoben worden sind, und aus denen hervorgehen soll, dass gewisse Skelettanlagen im Kopfe ektodermalen Ursprunges seien.

Miss Julia Platt (61—65), die wir als nächste in der Reihe der bahnbrechenden Forscher auf diesem Gebiete anführen müssen, hat sich insofern grosses Verdienst um die Sache erworben, als sie zuerst systematisch darauf ausging festzustellen, was sich aus den sich ablösenden Zellen an den verschiedenen Stellen bildet. Sie unterscheidet unter solchen Zellmassen, welche zur Entwicklung von Knorpelanlagen führen, und solchen, welche nebst Nervengewebe hauptsächlich Bindegewebe liefern.

Ich werde auf diese Arbeiten noch zurückkommen, und beschränke mich an dieser Stelle nur darauf, diejenigen Punkte hervorzuheben, die für unsere Frage von prinzipieller Wichtigkeit sind.

Es muss nun leider konstatiert werden, dass schon in der allerersten Zeit nach Publikation dieser interessanten und wichtigen Entdeckungen im kleinen Lager der gegen die Lehre von der Spezifität der Keimblätter Kämpfenden Gegensätze auftraten, die sicher nicht zum geringen Teile mit dazu beitrugen die ganze Richtung in Misskredit zu bringen. So wendete sich Goronowitsch (20) selbst gegen die Behauptungen der Miss Platt, dass die betreffenden Prozesse zu Knorpelbildungen führen. Er meinte vielmehr, dass alle diese Proliferationen zusammengesetzte Anlagen liefern, die später vielleicht in Knorpel übergehen. »Infolge dessen kann man zur Zeit nur

eine ektodermale Herkunft von skeletoiden Anlagen bindegewebiger Natur anerkennen, nicht aber wie Platt will, von einer direkten Anlage von Knorpeln vom Ektoderm aus sprechen«.

In einer im Jahre 1894 erschienenen Arbeit über »Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in Necturus« führt Miss Platt (64) ihre Ansicht von der Abstammung der Mesenchymzellen weiter aus. Es gelang ihr nämlich an Necturuslarven ein sehr günstiges Material zu finden, indem an diesen selbst in etwas vorgerückteren Stadien Form und Reichtum der Dotterelemente einen bestimmten Schluss zu ziehen erlaubten, von welchem Keimblatte eine jede beliebige Zelle abstammt. Das Entoderm und seine Derivate haben lange genug diese grossen runden Körner in beträchtlicher Anzahl, während das Ektoderm und seine Derivate weniger und kleinere Körner haben. Auf Grund dieses Unterschiedes vermochte sie ohne Schwierigkeiten stets zwei Arten von Mesenchymzellen zu unterscheiden und benannte sie je nach ihrer Entstehung Mesentoderm und Mesektoderm. — Wir werden diesen Bezeichnungen öfters begegnen, denn auch die späteren Untersucher haben sich mit Vorliebe ihrer bedient.

Die Angaben der Miss Platt für Necturus sind dann von Corning (10) an den Embryonen von Rana nachgeprüft worden. Corning erklärt sich auf Grund seiner Wahrnehmungen gegen die Auffassung, dass aus der Kopfganglienleiste Stützgewebe der Kiemenbogen hervorginge. Er steht auf dem Standpunkte, die Ganglienleiste sei vom Kopfe bis zum Schwanze ein einheitliches und gleichartiges Gebilde, im Gegensatz zur Froriepschen Auffassung von der Existenz zweier unterschiedener Ganglienleisten, einer Kopf- und einer Rumpfleiste. Er meint daher: »Am Rumpfe ist die Kopfganglienleiste in ihrer Fortsetzung als Spinalganglienleiste zu verfolgen, man würde also wohl, wenn man den Anschauungen von Miss Platt zustimmte, fragen müssen, ob diese Spinalganglienleiste

sich irgend wie an der Bildung des Mesoderms im Bereiche des Rumpfes beteiligte. Das ist meines Wissens noch von niemanden behauptet worden. Axiales Bindegewebe entsteht, wie das jetzt allgemein zugegeben wird, aus den Sklerotomdivertikeln, oder Wucherungen der Urwirbel, daneben beteiligt sich das unsegmentierte Mesoderm des Rumpfes an der Bildung von Bindegewebe und liefert ausserdem die Muskulatur des Darmes und des Herzens. Das Kopfmesoderm hängt nun kontinuierlich mit dem unsegmentierten Mesoderm des Rumpfes zusammen, und es existiert durchaus kein Grund anzunehmen, dass dieses Kopfmesoderm eine Bildung sui generis sei, welches sich in Bezug auf die Entstehung von bindegeweblichen Elementen anders verhalte, als das unsegmentierte Mesoderm des Rumpfes; es wäre sogar unmöglich die Grenze zwischen beiden festzusetzen. Eine gewisse Einheit muss in der Entwicklung der Gewebe oder der Organe vorhanden sein, und schon aus diesem Grunde wird man dem Versuch von Miss Platt, einen Teil des Kopfmesoderms vom Ektoderm abzuleiten, während erwiesenermafsen das ganze Mesoderm des Rumpfes sich durch Auswachsen von der Wandung des Urdarms bildet, ein gewisses Misstrauen entgegensetzen«.

Die theoretischen Einwürfe, die Corning gegen die Annahme einer Beteiligung des Ektoderms an der Bildung bindegewebiger Strukturen ins Feld führt werden durch die besondere Wichtigkeit dieser Frage motiviert. Abgesehen von der Keimblattlehre, welche in ihrer jetzigen strengen Form einen beträchtlichen Stoss erleidet, würden auch unsere auf vergl. anatomischer Grundlage stehenden phylogenetischen Anschauungen dadurch in ihrem Fundament erschüttert werden.

Am selben Material, nämlich an Necturus wurden die Angaben der Platt erst neuerdings durch Buchs (6) nachuntersucht. Er behauptet, es sei ihm in keinem Entwicklungsstadium möglich gewesen, einen direkten Zusammenhang zwischen

Ektoderm und Knorpelanlage oder ein Auswandern von Ektoderm- oder Ganglienzellen in diese Anlagen nachzuweisen.

Dohrn (11) widmet in seinen Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers auf Grund seiner Untersuchungen an Selachiern diesen Fragen besondere Aufmerksamkeit. Er gesteht in durchaus ähnlicher Auffassung wie Corning an die Untersuchung herangegangen, aber alsbald zu den Anschauungen Kastschenkos, Goronowitschs, Miss Platts und Kupffers (siehe unten) wenigstens in den Hauptsachen bekehrt zu sein. Selachier sind ein sehr günstiges Material zum Erforschen der Auflösung der Kopfganglienleiste in mesektodermatische Elemente, und deren Teilnahme am Aufbau des knorpeligen Branchial-Apparates. Er empfiehlt sie daher zur Nachprüfung, schon um einem öfter erhobenen Einwande zu begegnen. »Es sind derartigen Angaben« -- sagt z. B. Corning — »die in den letzten Jahren sehr häufig gegen die sogenannte Spezifität der Keimblätter gemacht wurden, zweierlei Eigenschaften gemein. Erstens ihre Bestimmtheit, der jedoch, wie ich gleich bemerken will, bei Miss Platt die Klarheit und Beweisfähigkeit der bildlichen Belege nicht entsprechen und zweitens die Tatsachen, dass sie sich auf Material stützen, das teils wegen der Schwierigkeit technischer Vorbereitung (Härtung, Färbung etc.) teils wegen der Feinheit oder sonstigen Eigenschaften der zelligen Elemente (z. B. Anfüllung der Zellen mit Dotterplättchen, bei Petromyzon und Amphibien) als ungünstig bezeichnet werden muss. Man muss sich stets bei Bearbeitung eines ungünstigen Materials der Grenzen bewusst sein, welche der Beobachtung und infolge dessen auch den Schlussfolgerungen gezogen sind. Der Vorwurf, dies unterlassen zu haben, trifft viele der neueren Abhandlungen über embryologische Gegenstände und zwar besonders auch, wie es mir scheinen will, manche der Arbeiten, welche gegen die Spezifität des Mesoderms gerichtet sind«. — Übrigens hat schon Corning die Vorzüge des Selachiermaterials in dieser Beziehung erkannt.

Ob die Ganglienleiste die einzige ektodermale Lokalität ist, aus der das Mesenchym der Visceralbogen herstammt, darüber äussert sich Dohrn sehr vorsichtig, er hält es keineswegs für ausgeschlossen, dass auch andere Teile des Ektoderms sich an der Lieferung dieser Zellen beteiligen, so besonders die epibranchialen und lateralen Placoden. An der prinzipiellen Bedeutung der Ableitung des Mesenchyms vom äusseren Keimblatt würde übrigens dadurch nichts geändert.

Fast gleichzeitig mit Dohrn ist Koltzoff (38) diesen Fragen in einer gründlichen und inhaltsreichen Arbeit näher getreten. Er fasst seine Ansicht über die Teilnahme des Ektoderms an der Bildung des Mesenchyms bei Petromyzon in folgenden Sätzen zusammen: »Die Nervenleisten, welche sich vom Hirnrohr abspalten, vermischen sich frühzeitig mit Zellen, welche sich vom oberflächlichen Ektoderm trennen; auf solche Weise entsteht eine Masse vereinzelter Zellen ektodermalen Ursprungs — das Mesektoderm. Nur ein Teil des letzteren beteiligt sich bei der Bildung der Nerven und Ganglien, ein anderer Teil aber verwandelt sich in Bindegewebe. Zum Mesektoderm mischen sich auch vereinzelt mesodermale Zellen hinzu, und in spätern Stadien gelingt es beim Neunauge nicht, zwischen den mesenchymatösen Zellen die mesentodermalen von den mesektodermalen zu unterscheiden.

Während nun Miss Platt bei Nekturus, Koltzoff und wie wir später sehen auch von Kupffer bei Petromyzon die knorpeligen Visceralbogen aus der Epidermis entstehen lassen, hat Dohrn für Selachier (Torpedo) und Brauer für den Mandibularbogen von Hypogeophis den Beweis für die Abstammung von der Ganglienleiste zu erbringen gesucht.

Der erste, der Knochen vom Ektoderm ableiten wollte, war Klaatsch (32) in seiner bekannten Arbeit: »Über die Herkunft der Skleroblasten. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese«. In dieser vertritt er die Meinung, dass sowohl die Osteoblasten,

als auch die Odontoblasten, welch' beide er zusammen unter dem Namen Skleroblasten zusammenfasst, durchweg ektodermale Bildungen seien und erst sekundär in das Mesoderm hineinkommen.

Es muss wohl nicht erst betont werden, dass diese Ansicht geeignet ist, nicht nur die Lehre von der Osteogenese vollständig umzugestalten, sondern da es zumeist ältere Stadien sind, die hier in Betracht kommen, auch gegen die Lehre von der Spezifität der Keimblätter schwer in die Wagschale zu fallen.

Ich muss hervorheben, dass Klaatsch selbst seine Befunde nicht gegen die vermeintliche Spezifität der Keimblätter ins Feld führt, sondern gegen den Mesodermbegriff im allgemeinen. Durch den von ihm angestrebten Nachweis, dass »das gesamte knöcherne Skelettsystem aus dem Mesodermbegriffe eliminiert und in direkten Anschluss an das äussere Keimblatt gebracht wird« hätte ja die Lehre von der Spezifität der Keimblätter nur eine Verschiebung erlitten, sie wäre aber nicht gestürzt worden.

Ohne auf die Einzelheiten der Klaatschschen Arbeit näher eingehen zu wollen, auf die ich im speziellen Teil meiner Arbeit noch ausführlich zurückkomme, sei schon hier bemerkt, dass ein Beweis in dem oben gegebenen Sinne nicht zu erbringen ist. Mit anderen Worten es sind nicht alle Knochen ohne weiteres aufs Ektoderm zurückzuführen.

Hingegen enthält die Arbeit von Klaatsch viele Ideen und richtige Schlüsse, die für unsere Frage von grosser Tragweite sind. So finden wir bei ihm zuerst die Anregung, späteren Stadien Beachtung zu schenken. Er meint mit Bezug auf die Angaben von Kastschenko, Goronowitsch und Miss Platt, dass sie sich auf frühe embryonale Prozesse beziehen, während die skleroblastischen Prozesse sich viel später, nachdem jene anderen zum Abschluss gekommen wären, abspielen. Für die Frage der verschiedenen Keimstätten des Mesoderm aber

sind alle jene Untersuchungen von Wichtigkeit, welche für gewisse Organsysteme die Rückführung auf eines der primären Keimblätter versuchen und sich dabei nicht auf die allerfrühesten embryonalen Prozesse beschränken.

»Vergleicht man beide Vorgänge mit einander, so gewinnt man die Vorstellung, dass das Ektoderm zu verschiedenen Malen in verschiedenen Perioden der Entwicklung Bestandteile nach innen an das »Mesoderm« abgegeben hat. Eine ältere ektodermale Prolieferation lieferte einen grossen Teil des Bindegewebes im Körper und vor allem die Lederhaut, eine jüngere lieferte das Knochengewebe«.

Es ist zweifellos, dass die Annahme dieser Wiederholung der Proliferation von einem primären Blatt aus die Vorstellung der Vorgänge wesentlich erleichtert. Hingegen geht Klaatsch entschieden zu weit, wenn er für das Bindegewebe und die Knochen die gemeinsame Quelle zwar zugibt, eine nähere genetische Beziehung beider zu einander aber leugnet. Er geht sogar so weit zu erklären, »dass das Knochengewebe eine für sich stehende eigenartige Stützsubstanz darstellt, die mit dem Bindegewebe lediglich lokale Beziehungen teilt«.

Ansichten, welche der landläufigen Anschauung entgegentreten, finden im allgemeinen keine liebevolle Aufnahme. Aber es kann wohl gesagt werden, dass noch selten eine Meinung so gründlich und energisch abgetan wurde wie die von Klaatsch. Sie konnte aber auch in der Form und mit dem Beweismaterial den auf sie gerichteten Angriff nicht standhalten.

In demselben Jahre als die Arbeit von Klaatsch erschien, fand die Anatomenversammlung in Strassburg statt, zu welcher Rabl den Autor der ketzerischen Arbeit berief, um seine Ansicht gegen ihn öffentlich zu verteidigen. Dieser Zweikampf konnte indessen nicht wie geplant verlaufen, da Klaatsch verhindert war persönlich zu erscheinen. Er befand sich nämlich damals gerade in Neapel bei Dohrn, zum Teil auch damit

beschäftigt, für diese Frage neues Material und neue Beobachtungen zu sammeln.

Rabl liess sich durch die Abwesenheit seines Gegners nicht beirren und hielt trotzdem seinen Vortrag (68), den er mit folgenden Worten einleitete: »M. H.! Es ist in den letzten Jahren wiederholt der Versuch gemacht worden, zu zeigen, dass das mittlere Keimblatt nicht, wie ich und andere zu zeigen versucht hatten, ausschliesslich aus dem Entoderm und zwar aus ganz bestimmten Teilen des Entoderms, den Ursprung nehme, sondern dass es zu jeder beliebigen Zeit, und an jeder beliebigen Stelle aus den primären Keimblättern Zuschüsse erhalten könne. Namentlich sollen die Zuschüsse aus dem Ektoderm sehr zahlreiche und mächtige sein, und ein guter Teil dessen, was wir als mittleres Keimblatt zu bezeichnen gewohnt sind, soll ektodermalen Ursprunges sein. Während man aber anfangs nur ganz schüchterne Vermutungen über das weitere Schicksal dieser ektodermalen Zuschüsse zu äussern wagte, ist man in der jüngsten Zeit mit der kühnen Behauptung hervorgetreten, dass das gesamte Skelettsystem der Wirbeltiere, wenigstens insoweit es aus Knochen und Knorpel besteht, aus dem Mesodermbegriffe zu eliminieren und in direkten Anschluss an das äussere Keimblatt zu bringen sei«.

Indem er in den folgenden Sätzen die grosse Wichtigkeit der Frage hervorhebt, geht er an die Prüfung der tatsächlichen Grundlagen der neuen Lehre. — Es ist nicht meine Aufgabe zu entscheiden, wie weit die Einwände von Rabl gegen die Untersuchungen von Goronowitsch und Miss Platt berechtigt sind. Goronowitsch blieb selbst eine Antwort nicht schuldig und für Miss Platt hat v. Kupffer ein Wort eingelegt. Gegen Klaatsch führt Rabl an, dass in seinen Präparaten die basale Grenze des Ektoderms stets scharf und deutlich zu sehen war, als ob sie mit der Feder gezogen wäre, und weder vor, noch zu Beginn der Ansammlung subepithelialer Zellen,

noch später, wenn die Verknöcherung eingesetzt hat, lässt sich irgend eine Erscheinung wahrnehmen, welche auf eine Ausscheidung von Ektodermzellen zu beziehen wäre. Er wendet sich mit einiger Berechtigung gegen die Ansicht von Klaatsch, der um seine Angabe zu stützen, auf Teilungsfiguren mit mehr oder weniger senkrecht auf die basale Fläche der Epidermis stehender Achse hinwies. »Es ist in neuerer Zeit Mode geworden«, sagt Rabl an dieser Stelle, »sich, wenn es gilt, eine histogenetische Ansicht zu rechtfertigen, auf die Stellung der Teilungsfiguren zu berufen. Gewiss ist dies ein sehr löbliches Beginnen, aber es ist auch nicht zu leugnen, dass noch selten eine Erscheinung so oft missverstanden und falsch gedeutet wurde wie diese«.

Rabl schliesst die Kritik der neuen Lehre von der Osteogenese, in der er den wichtigsten und zugleich gefährlichsten Versuch erblickt, die histogenetische Bedeutung des mittleren Keimblattes in ein falsches Licht zu stellen, mit dem Wunsche, dass seine Bemerkungen und vor allem die Demonstration seiner Präparate imstande seien, »weiteres Unheil zu verhüten«.

In der Diskussion haben sich Keibel und Röse unbedingt zur Ansicht Rabls bekannt.

Wie gesagt war Klaatsch bei dieser Versammlung nicht zugegen. Bei dem nächsten Anatomenkongress, der in Basel tagte, hat er auf die Angriffe von Rabl geantwortet. Unmittelbar vor ihm sprach Kupffer (49): »Über die Entwicklung des Kiemenskeletts von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Ektoderms«. Wir müssen den Worten dieses hochverdienten Forschers, die auch für unsere Frage von allergrösstem Interesse sind, eingehende Beachtung schenken.

Es ist bekannt, dass Kupffer an der Ventralseite des Ektoderms in der ganzen Ausdehnung der Branchialregion vom

Auge an bis zum Oesophagus eine besondere Zellenlage beschrieb, welcher er den Namen Branchiodermis oder auch mit Rücksicht auf ihre Teilnahme am Aufbau branchialer Nerven bei Petromyzon Neurodermis gegeben hat. Diese Zellen entstammen dem Ektoderm, derart, dass schon frühzeitig bei Ammocoetes die ventralen Zellen des Ektoderms Cylinderform annehmen, eine lebhafte Proliferation durch Längsteilung eingehen, wobei sie in Folge des erhöhten Seitendrucks sich einzeln nach innen ablösen, bis ein kontinuierliches Lager unterhalb des Ektoderms entstanden ist. — Indem er nun das weitere Schicksal dieser Zellreihe verfolgt hat, fand er, dass dieselbe keineswegs nur Nerven lieferte, sondern ausser Knorpel nicht unbedeutende Muskeln des Kiemenapparates bildet. Er kommt zu dem Schlusse, dass die Branchiodermis je nach der Lokalität verschiedenes liefert, dass daraus auch Organe und Gewebe entstehen, die die heutige Keimblätterlehre ausschliesslich als mesodermale Bildungen aufzufassen berechtigt erschien.

Er kommt damit auf die neue Richtung zu sprechen, die Rabl vor einem Jahr so entschieden abgewiesen hat. Vor zwei Jahren hätte er ihm noch rückhaltlos zugestimmt; seitdem ist er aber durch Kenntnisnahme der vortrefflichen Präparate von Miss Platt stutzig geworden, und die Resultate, die seine Untersuchungen über den Ursprung und die Bestimmung der Branchiodermis ergaben, sprechen ebenso wie die Arbeiten von Klaatsch, Miss Platt und Goronowitsch, gegen die Spezifität der Keimblätter in dem exklusiven Sinne der neueren Ontogenie.

Zu der Ansicht von Klaatsch nimmt Kupffer weder in zustimmendem noch abweisendem Sinne Stellung. Er weist darauf hin, dass man, eine Bestätigung vorausgesetzt, von dem Hautskelett nicht gleich auf das innere Skelett schliessen soll; wie es exodermale und mesodermale Knorpel gibt, könnte es sich mit den Knochenbildnern analog verhalten.

Weiterhin macht Kupffer auf den Unterschied aufmerksam, der zwischen den Erscheinungen, die Miss Platt und Goronowitsch beschrieben und seinen eigenen Angaben obwaltet. Bei jenen handelte es sich um Zellen, welche aus Anlagen entstammten, die ursprünglich der Bildung von Ganglien und Nerven dienten. Bei höheren Wirbeltieren erleiden diese Anlagen eine Reduktion, der Zusammenhang ihrer Zellen lockert sich, sie wandern aus und mengen sich mit zerstreuten Zellen anderer Herkunft, um ein aus differenter Matrix stammendes Mesenchym zu liefern. Während es sich also in diesen Fällen um eine Metaplasie nach eingetretener Stockung der primär eingeleiteten Entwicklung handelte, stehen wir bei den Beobachtungen Kupffers einer direkten prädeterminierten Entwicklung gegenüber.

Es weisen also nach Kupffer alle Tatsachen darauf hin, dass man »die organogene und histogene Bestimmung des Ektoderms im ganzen bisher zu eng gefasst hat«.

Gleich nach Kupffer erhob sich Klaatsch (34) um Rabls Angriffe auf seine Theorie abzuweisen. Er meinte gerade im Anschlusse an die Entwicklung der Hautsinnesorgane bei Teleostiern in der Lage zu sein, neue Beweise für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm liefern zu können. Er kommt ohne wesentlich neue Momente ins Feld zu führen zum Schluss, dass er keineswegs von seiner früheren Ansicht abgehen kann.

Einige Jahre später hat Lundborg (55) den Beweis erbringen wollen, dass einige Knorpelanlagen im Kopfe der Teleostier, und zwar der Ethmoidalknorpel, der Pterygopalatinknorpel und die sog. Trabeculae aus dem Ektoderm abstammen. Ohne seine Befunde anzweifeln zu wollen, kann ich nicht umhin hervorzuheben, dass es gerade an diesen Stellen ungemein schwer ist einen einwandfreien Beweis zu liefern. So ist auch die Arbeit von Lundborg nicht zur Geltung gekommen und

selbst Marchand (57), der der Frage einer Beteiligung des Ektoderms an der Skelett- und Mesenchymbildung nicht ablehnend gegenüber steht, hält seine Angaben für wenig beweiskräftig. Übrigens ist hier zu bemerken, dass Lundborg auf dem Standpunkt steht, dass das Mesenchym bei niederen Vertebraten aus jedem beliebigen Epithelblatt (dem nächstgelegenen?) entstehen kann, gleichviel ob Ento-, Meso- oder Ektoderm, und bezweifelt, dass die scharfe Spezifität der Gewebe, welche u. a. Rabl betont, richtig ist.

Diesen sympathischen Äusserungen gegenüber befinden sich zahlreiche Angaben, welche gegen die Ansicht von Klaatsch sprechen. Ich kann keinen Anspruch darauf erheben, sämtliche Arbeiten ermittelt zu haben, welche die Angaben von Klaatsch bestreiten. Als wichtigste Arbeiten erwähne ich die von R. G. Harrison (26) für das Flossenskelett und die Abhandlung von Schleip (75) über die Entwicklung des Kopfskeletts der Teleostier. Beide Beobachter fanden den basalen Kontur des Ektoderms in sämtlichen Stadien stets scharf verlaufend, ohne jegliche Spur einer Unterbrechung, und sind geneigt die Bilder von Klaatsch auf Schrägschnitte und andere technische Fehler zurückzuführen.

Die allgemeine Ablehnung scheint Klaatsch die Lust an weiteren Untersuchungen genommen zu haben. Wenig Trost spricht aus den Worten Gegenbaurs (17), wenn er sagt: »Bei Heptanchus scheinen primitivere Zustände obzuwalten und hier ist die Angabe von Klaatsch von dem Austritte basaler Epidermiszellen nicht widerlegt worden«. Und er setzt mit mehr Hoffnung dazu: »Wenn auch die Notwendigkeit erneuter Untersuchung zuzugeben ist, so kann damit die Frage doch keineswegs als eine zu Gunsten des Mesoderms entschiedene gelten. Sie bildet vielmehr ein Problem«.

Verlassen wir nun diesen Schauplatz äusserster Gegensätze und wenden wir uns zu einem Gebiete, das mit unserer Frage

in engstem Zusammenhange steht, und auf welchem nichtsdestoweniger innigste Eintracht herrscht.

Ich komme auf die Frage der ektodermalen Muskeln zu sprechen.

Die erste diesbezügliche Beobachtung stammt von v. Kölliker (37) und betrifft die Muskelzellen der Schweissdrüsen. Später haben die Gebrüder Hertwig (28) das ausgebreitete epitheliale Muskelsystem der Aktinien genau studiert, und teilten dasselbe auf Grund seines Baues und seiner Anordnung in vier verschiedene Formen.

Ausser dem histologischen Nachweis des innigen Zusammenhanges zwischen dem Epithel und dem ihm aufliegenden Muskel wurde durch v. Kölliker und Ranvier (70) auch der entwicklungsgeschichtliche Beweis für ihre Zusammengehörigkeit erbracht.

Die ersten Angaben über die Entstehung des sog. Dilatator pupillae aus den vorderen Polen der epithelialen Zellen der vorderen Retinalschicht stammen von Grynfeltt (23) aus dem Jahre 1899. Später hat unabhängig von ihm Heerfordt (27) eine sehr ausführliche Arbeit den ektodermalen Muskeln, im besonderen dem Dilatator gewidmet, wobei er die gemeinschaftlichen Kennzeichen der bis dahin untersuchten epithelialen Muskeln hervorhebt.

Fast zur selben Zeit hat Nussbaum (60) in dem von ihm verfassten Kapitel: »Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges« im »Handbuch der gesamten Augenheilkunde« von Graefe und Saemisch die höchst bemerkenswerte Aussage gemacht, »dass bei Vögeln und Säugetieren auch der Musculus sphincter pupillae und der Musculus retractor lentis der Fische aus der Augenblase entstehe«. Später hat dieser Forscher (60 a) seine Untersuchungen über die Entwicklung des Retractor lentis ausführlich publiziert, während die Entstehung des Musculus

sphincter pupillae des Menschen zuerst von mir (85 und 86) genau geschildert wurde.

Ich halte es für angebracht hier eines Vortrages meines verehrten Lehrers des Herrn Prof. M. von Lenhossék zu gedenken, den er im Winter 1901 unter dem Titel »Die Entwicklung des M. sphincter pupillae des Menschen und seine Bedeutung für die Keimblattlehre« in der physiologischen Abteilung der königl. ung. naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Budapest hielt. Er erörtete im Anschluss an die Demonstration der Präparate auch die damit verbundenen prinzipiellen Fragen eingehend und wies besonders auf ihren Einfluss auf den heutigen Stand der Keimblattlehre hin.

Seitdem haben auch andere ähnliche Gedanken geäussert, so Lewis (51) in seiner Arbeit über die Entwicklung des Musc. sphincter beim Hühnchen und neuestens Keibel (30 a) in einem Vortrage über die Entwicklungsgeschichte des Auges.

Die seit den letzten 5 Jahren bekannte Entstehung der Irismuskulatur und des M. retractor lentis der Fische ist in verhältnismässig kurzer Zeit Gemeingut unserer Wissenschaft geworden, und fand auch schon ihren Weg in die Lehrbücher. Trotzdem glaube ich, dass der prinzipiellen Bedeutung dieses Vorganges mit wenigen Ausnahmen nicht die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt wurde.

Die Entstehung des M. sphincter pupillae, dieses mächtigen glatten Muskels, der bei gewissen Tierklassen sogar aus regelrechten quergestreiften Muskelfasern besteht, zu einer relativ späten Epoche der Entwicklung aus dem Umschlagsrande der sec. Augenblase, aus einem Teil des Gehirns, mahnt vielleicht wie keine andere Erscheinung dazu, gegen die traditionellen Anschauungen über die Leistungsfähigkeit der Keimblätter misstrauisch zu sein.

Die letzte Frage, die ich in Verbindung mit dem Problem der sog. Spezifität der Keimblätter hier berühren will, ist die

des Zusammenhangs zwischen Epidermis und Cutis, mit andern Worten die Bindegewebsfrage.

Wie bekannt ist die geläufige Ansicht, dass die äussere Haut der Säugetiere aus zwei verschiedenen Keimblättern entstehe, und zwar die Oberhaupt aus dem äussern, die Cutis aus dem mittleren Blatt, resp. dem Mesenchym. Diese von verschiedenen Keimblättern gebildeten Hautschichten sollen stets scharf von einander getrennt sein, ohne dass zwischen ihnen jemals ein innigerer geweblicher Zusammenhang vorhanden wäre. Die Abgrenzung der Epidermis von der Cutis besorgt eine strukturlose Glasmembran (Bowman, Todd). Nach Kölliker gehört diese Membran genetisch zur Epidermis, obwohl sie später fast sicher mit dem Corium verschmelze. Er glaubt, dass die Membran eine Art Ausscheidungsprodukt der Oberhautzellen sei, und setzt sie der Membrana propria der Drüsen und im besonderen der strukturlosen Haut der Schweissdrüsen und Haarbälge an die Seite.

Dem gegenüber finden sich in der Literatur schon seit langem und bis zur neuesten Zeit Angaben vor, welche namentlich für niedere Wirbeltiere auf einen Zusammenhang von Epithel und Bindegewebe hinweisen.

Als eine Angabe von mehr historischem Interesse sei hier eine Beobachtung von Billroth (1 a) aus dem Jahre 1858 erwähnt, der schon mit den damaligen primitiven Methoden an Präparaten von Froschzungen längere oder kürzere Endfortsätze der Epithelzellen kontinuierlich in die Fasern der Papillen übergehen sah. Er glaubt sich durch ähnliche Befunde an der Zunge des Menschen dazu berechtigt, anzunehmen, dass die Kluft zwischen Epithel und Bindegewebe nicht ohne Überbrückung sei.

Eine Reihe von Arbeiten über die Frage des Zusammenhanges der untersten Epidermiszellen mit der Lederhaut verdanken wir Leydig. Er war es, der durch den innigen

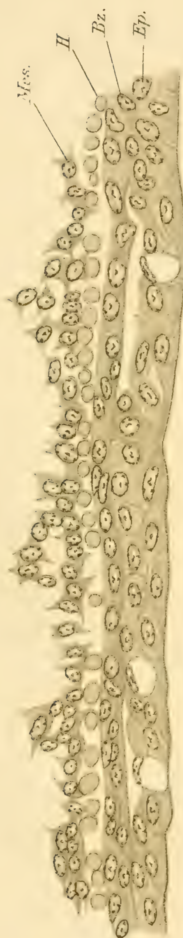


Fig. 5.



Fig. 6.

Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

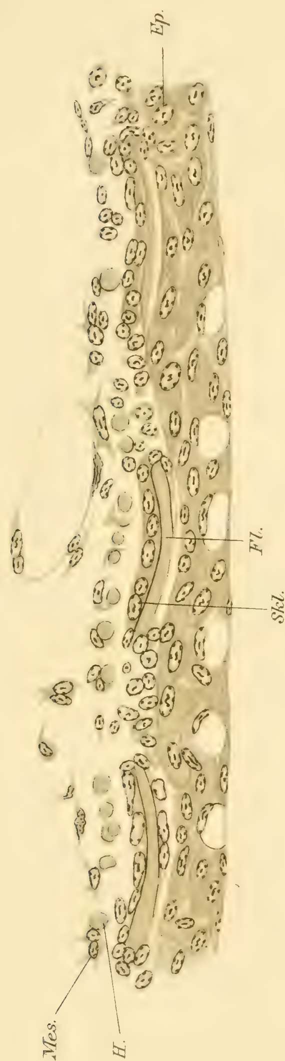


Fig. 7.

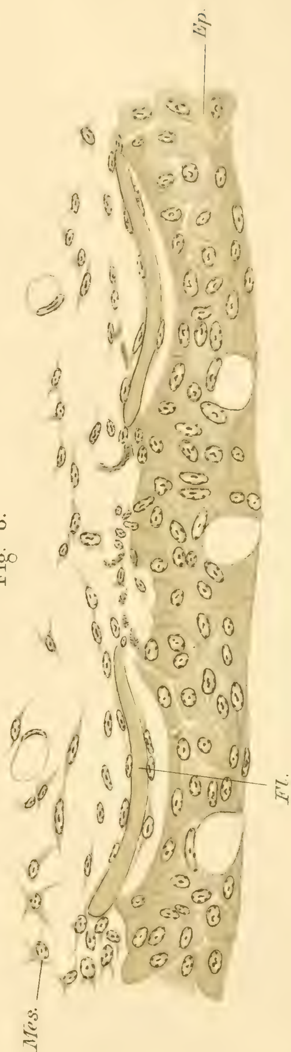


Fig. 8.

Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

Zusammenhang des Epithels und des darunter gelegenen Bindegewebes im Integumente der Arthropoden (1864) aufmerksam geworden und in seinen Studien über die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische (53) dahin kam, es für höchst wahrscheinlich zu erklären, »dass die sich auffranzenden Enden der untersten Epidermiszellen nicht nur, wie man bis dahin angenommen hatte, einfach zwischen die feinen Erhöhungen und Vertiefungen der Oberfläche der Lederhaut eingreifen, sondern durch die Lücken und Spältchen der Lederhaut hindurch mit den ebenso zart gewordenen Ausfranzungen der protoplasmatischen Zellen des Coriums zusammenhängen«.

Noch deutlicher äussert sich Leydig 1885 (54) in seinem Werke »Zelle und Gewebe«, wo er im Anschluss an die Beschreibung von Hautschnitten der Larve von Salamandra maculosa ausdrücklich erklärt: »Hautschnitte dieser Art geben also den Nachweis, dass die Zellen des Epithels und jene der darunter gelegenen bindegewebigen Schicht ununterbrochen zusammenhängen«.

Später ist dann Schuberg in einer Reihe von Publikationen dieser Frage nähergetreten. Durch ihn erfuhren unsere Kenntnisse über den Zusammenhang von Epithel und Bindegewebszellen an der Haut von Bombinator, Axolotl und Petromyzon eine wesentliche Förderung. Ich komme auf seine Befunde im II. Teil meiner Arbeit ausführlich zu sprechen und will hier nur hervorheben, dass auch er der Ansicht ist, dass die gezackten Fortsätze der untersten Epidermiszellenlage in feine Fädchen auslaufend mit dem Protoplasma der verästelten Bindegewebszellen der darunter liegenden Cutisschicht zusammenhängen; die Ausläufer der Epidermis und Bindegewebszellen bilden miteinander gewissermafsen ein zusammenhängendes Netzwerk.

In einer neueren Abhandlung (79), in der er über den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebszellen im Tierorganismus berichtet, wo von Verbindung von Endothel mit Bindegewebs-

zellen, sowie von Epithel mit glatten und quergestreiften Muskelfasern an verschiedensten Stellen die Rede ist, kommt Schuberg zum Schluss, »dass der Zusammenhang zwischen den Zellen epithelialer Gewebe mit solchen konnektiver Gewebe in der Tat eine allgemeiner verbreitete Erscheinung ist«, wie er und Leydig es schon früher vermutet haben.

Maurer (59), der der Epidermis und ihren Abkömmlingen eine umfangreiche Monographie widmet, lieferte auch einige Beiträge bezüglich der Beziehungen von Epithel und Bindegewebe. Er sieht in der basalen Lage die Matrix für die mannigfaltigsten Teile. Nicht nur, dass von der Epidermis sich einzelne Zellen ablösen und ins unterliegende Corium gelangen sollen, er beschreibt auch senkrecht von der Epidermis aus durch das Corium hinabtretende Muskelbündel beim erwachsenen Frosch, deren Entwicklung seiner Meinung nach vom Ektoderm ausgeht.

Wir charakterisieren seinen Standpunkt am besten durch Wiedergabe seiner eigenen Worte (59, pag. 192):

»Ich bin näher auf die Entwicklung des Integuments beim Frosch eingegangen, angeregt durch den Nachweis von glatten Muskelzellen im Corium. Indem diese Elemente direkt in die Epidermis und zu deren oberflächlichsten, verhornten Zellen hin verliefen, liessen sie eine ektodermale Herkunft vermuten. Es war dies einmal deswegen von Interesse, weil die glatten Muskelzellen als Beleg der Hautdrüsen schon von mehreren Autoren mit Recht als differenzierte Epidermiszellen aufgefasst wurden (Heidenhain, Nicoglu). An den von mir beschriebenen Punkten traten sie nun ganz unabhängig von Drüsenorganen auf. Ferner regt diese Tatsache die Frage an, ob die Epidermis ausser den glatten Muskelzellen nicht auch andere Elemente des Coriums hervorgehen lässt. Schon von verschiedenen Seiten wurde auf bestimmte Verbindungen zwischen Epidermiszellen und den Elementen des Coriums hingewiesen

(Schuberg). Andererseits wurde der Versuch gemacht eine ganze Gewebsgruppe, die Gewebe der Hartsubstanzen vom Ektoderm abzuleiten (Klaatschs Skleroblasten bei Selachiern und Teleostiern). Solche Versuche sind zwar mit Vorsicht aufzunehmen, aber es liegt ihnen doch ein richtiger Gedanke zu Grunde, dass nämlich phylogenetisch das Skelettsystem ektodermalen Ursprungs sei. Ich habe oben darauf hingewiesen, wie viele Bilder dafür sprechen, dass an dem Wachstum des Coriums auch die Epidermis beteiligt ist Bei der ausschliesslichen Herkunft dieser Hautschicht aus dem Cutisblatt des Urwirbels müsste der Epidermis dicht angeschlossen stets die ältest gebildete Lage des Coriums sich finden und in der Tiefe, da wo das Epithel des Cutisblattes lange erhalten bleibt, die fortwährende Weiterbildung, das Dickenwachstum des Coriums stattfindet. Das ist nicht der Fall. Vielmehr findet sowohl in der Tiefe, als an der der Epidermis dicht angeschlossenen Fläche des Coriums eine fortwährende Anbildung von Lamellenschichten statt. Man hat vielfach betont (Rabl u. a.), dass die basale Epidermisfläche auf senkrechten Schnitten stets ganz scharf erkennbar sei, wie dies z. B. bei Selachierembryonen hervorgehoben wurde. Bei Amphibien und Sauropsiden ist das embryonal nur in frühen Stadien der Fall. Zur Zeit, wo die lamellöse Lederhaut in voller Bildung begriffen ist, zeigt sich die basale Fläche der Epidermiszellen stets in direkter Verbindung mit den unterliegenden Coriumelementen und es gibt keinen Grund, die Beteiligung vom Epithel an der Bildung anderer Gewebe in Abrede zu stellen. Die Aufgabe des Ektoderm ist nach neuen Beobachtungen eine sehr vielseitige. Es stellt ein Keimblatt dar, das sich nicht auf die Bildung der einfachen Oberhaut beschränkt«.

Von der allerneusten, umfangreichen und gut illustrierten Arbeit Schubergs (80) wird an entsprechender Stelle noch eingehender die Rede sein, hier mag nur soviel über sie gesagt

werden, dass sie mit den feinsten Methoden, unter tunlichster Vermeidung von Kunstprodukten ausgeführt wurde und viele wertvolle Beiträge enthält. Der Autor kommt zum Schluss, »dass das Bestehen von Verbindungen zwischen Zellen des Epidermisepithels und Bindegewebszellen des Coriums als mit Sicherheit erwiesen zu betrachten ist«.

Andererseits hat Kromayer (44), dem wir unter anderem auch eingehende Untersuchungen über die Epidermis und ihre Verbindung mit der Cutis verdanken, eine abweichende Ansicht geäussert. Nach diesem Forscher soll eine konstant vorkommende Grenzschicht als Abgrenzung zwischen Epidermis und Cutis vorhanden sein. Diese Membran sei ein gemeinsames Produkt von Epithel und Bindegewebe und erinnert in ihrer Entstehung an Vorgänge, wie sie sich bei Heilung von granulierenden Wunden der Haut abspielen, wenn durch den Zusammentritt von Epithelprotoplasma und jungen bindegewebigen Elementen, i. e. Fibroblasten, feinem fibrillären Faserwerk, Kapillaren, einkernigen Rundzellen, eine homogene Schicht sich ausbildet. Kromayer drückt sich sehr vorsichtig aus bezüglich einer direkten Verbindung der Epithelfasern mit Zellen und Fasern der Cutis. Auch er sah Bilder, bei denen es den Anschein hat, als ob eine Zylinderzelle direkt einer Bindegewebszelle aufsässe. »Als Regel kan man indessen sagen, dass eine direkte Verbindung von Epithel und Bindegewebszellen unter normalen Verhältnissen nicht vorkommt«.

Vor kurzem hat Ed. Retterer (71) in seiner Arbeit »Structure et evolution du tégument externe« eine Ansicht entwickelt, welche in mancher Beziehung an diejenige von Maurer erinnert, aber die Erscheinungen in viel weitgehendere, allgemeine Beziehungen bringt. Nach seiner Meinung ist die Annahme von der Entstehung der Haut aus zwei Keimblättern nicht richtig, vielmehr entsteht und erneuert sich die ganze

Haut aus der mittleren und unteren Zellreihe der Schleimschicht. Dieselbe bildet also das Keimlager nicht nur für die Oberhaut, sondern auch für die Cutis und das Unterhautbindegewebe. — Die ganze Haut, Epidermis und Cutis ist nach Retterer Produkt der Malpighischen Zellen.

Die eigentümlichen Umwandlungen, welche die Malpighischen Zellen erleiden, um Bindegewebszellen, ja sogar elastische Fasern zu bilden, sollen weiter unten an entsprechender Stelle genau geschildert werden. Hier begnüge ich mich mit einem Hinweis auf die Arbeit, welche für die Frage der definitiven Verbindung zwischen Oberhaut und Cutis ebenso bedeutungsvoll ist, wie für das Problem der Spezifität der Keimblätter im allgemeinen.

Wir wenden uns nun zur neuesten Publikation von Krauss (40) über den »Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen«. Auch er fand ein Stadium, wo die Entwicklung der Cutis bei Embryonen der von ihm untersuchten Reptilien vom Rete Malpighi ausging, sowie bei erwachsenen Tieren eine innige Verbindung der Bindegewebsfasern mit den basalen Epidermiszellen. Ich erwähne, dass der Autor es vermeidet, in seiner Arbeit, welche im Hertwigschen Laboratorium entstanden war, die Wichtigkeit seiner Befunde für die Lehre von der Spezifität der Keimblätter hervorzukehren. Er meint sogar an einer Stelle, dass solche direkte Verbindungen von Bindegewebsfasern mit protoplasmatischen Ausläufern oder dem Protoplasma der Epithelzellen auch bei Säugetieren an verschiedenen Körperstellen in neuester Zeit bereits beobachtet worden sind, sodass »hierin nichts Fremdartiges liegt«.

Noch vor dem Erscheinen der beiden letztgenannten Arbeiten habe ich (87) in einer vorläufigen Mitteilung (»Zur Glaskörperfrage«, Anat. Anzeiger, Bd. XXIV 1904) über protoplasmatische Fortsätze der epithelial angeordneten Schichten Bericht

erstattet. Dieselben stellen die allerersten Stadien in der Bildung der Bindegewebsfasern dar und gewinnen durch die Bestätigung an vorgerückteren Stadien und den Befunden am Erwachsenen ein erhöhtes Interesse.

Ich mache es mir zur Aufgabe, im zweiten Teile meiner Untersuchungen die Entstehungsweise dieser Fibrillen ausführlich zu schildern. Hier begnüge ich mich mit dem Hinweis darauf, dass ich schon damals betont habe, dass diese Fasern sekundär Verbindungen mit den Mesenchymzellen eingehen, später mit Ausbildung einer Grenzschicht sogar vollständig diesen überlassen werden. Die Bedeutung dieser Tatsache für die Keimblattlehre habe ich in Punkt 7 meiner Zusammenfassung mit den Worten geschildert: »Es ergibt sich aus alledem ein Beweis dafür, dass die Produkte der verschiedenen Keimblätter nicht scharf von einander getrennt werden können, im Gegenteil, dass durch selbständige Entwicklung und nachträglichem Zusammentreten der faserigen und der zelligen Elemente des embryonalen Bindegewebes schon frühzeitig die verschiedenen Keimblätter in höchst verwickelte Wechselbeziehungen zu einander treten«.

Nur noch einige Worte über die Beziehungen der hier erörterten Fragen zur pathologischen Anatomie

Es ist bekannt, dass in neuester Zeit unter den Pathologen einzelne ihre Stimme erheben, um den auf ihrer Wissenschaft lastenden Bann der Normalanatomie abzuschütteln und die Pathologie auf breitere embryologische Basis zu stellen.

Für ein solches Bestreben ist natürlich die wahre Erkenntnis von der sog. Homologie und Eigenart der Keimblätter von allergrösster Bedeutung. Ich erinnere nur an die Frage der Metaplasie und das Problem der Mischgeschwülste. In beiden Fällen handelt es sich um Erscheinungen, für welche es bis heute auf Grund der Lehre von der Spezifität der Keimblätter nur schematische Regeln und theoretische Erklärungen gab.

Eine Reihe von Beobachtungen sprechen dafür, dass die Basalzellen der geschichteten Epithelien des Menschen und der entwickelten höheren Tiere unter pathologischen Verhältnissen in sehr vielen Beziehungen sich ganz ebenso verhalten, wie bei Embryonen, dass unter Umständen eine Umwandlung von Epithel zu Bindegewebe, von Karzinomgewebe zu Sarkomgewebe stattfinden kann.

Die für die Pathologie wie für die Embryologie bisher gleich bedeutungsvolle Regel von der »legitimen Herkunft« gerät ins Schwanken, der Bardsche Satz (1) »Omnis cellula e cellula ejusdem generis« hat keine allgemeine Gültigkeit mehr.

Krompecher (46), der um die Erforschung der von ihm Basalzellentumoren genannten Neubildungen hochverdiente Forscher verleiht seiner Ansicht in folgenden Worten Ausdruck:

»Ich glaube die Zeit ist hier, die dogmatische Lehre von der absoluten Spezifität der Zellen und Gewebe in der Biologie und namentlich auch in der Pathohistologie endgültig fallen zu lassen, und auch hier der Lehre von der umgestaltenden Wirkung des Milieus auf die Morphologie der Zellen und Gewebe, resp. der Lehre von der Anpassungsfähigkeit der Zellen und der Gewebe die Wege zu ebnen.

Diese Lehren können und werden sich auch wieder für die Pathohistologie nur als fruchtbringend erweisen, den Horizont unserer Erkenntnis in so mancher Hinsicht erweitern und unser biologisches resp. pathologisch-anatomisches Denken in ungeahnter Weise fördern«.

Und wenn wir nun fragen, was sich für eine Konsequenz aus dem Studium der hier kurz skizzierten Literatur für die embryologische Forschung ergibt, so können wir in der offen zu Tage tretenden Unsicherheit in diesen wichtigen Fragen nur den Ansporn sehen, mit einwandsfreier Technik möglichst viele neue Daten zu sammeln, unbekümmert um Theorien und vorgefasste Meinungen.

Denken wir an die Worte, mit denen Rudolf Virchow (88) die Verhandlungen der deutschen Pathologischen Gesellschaft in München eröffnet hat:

»Die Keimblatt-Theorie ist allgemein anerkannt, allein die Überzeugung von ihrer Richtigkeit und ihrer Bedeutung beruht vielfach auf einer bloss dogmatischen Tradition, nicht auf genauer Kenntnis der Tatsachen«.

A. Ektodermale Differenzierungen und ihre organogenetische Bestimmung.

I. Die Entstehung von Knochen aus dem Ektoderm.

Es ist die allgemein verbreitete Anschauung, dass der Knochen nichts anderes sei, als modifiziertes Bindegewebe, indem letzteres nicht nur den Boden für die Knochenbildung abgibt, sondern im vollen Sinne des Wortes auch als seine Matrix zu gelten hat.

Immerhin liess die eigenartige, epithelähnliche Beschaffenheit der Bildungszellen des Knochengewebes, der Osteoblasten, und ihre unter Umständen vorhandene Verschiedenheit von gewöhnlichen Bindegewebszellen auch einen Unterschied bezüglich ihrer Herkunft vermuten. Die vergleichende Beobachtung des Knochengewebes in der Wirbeltierreihe war es zunächst, welche den Weg andeutete, den diesbezügliche Untersuchungen einzuschlagen haben.

Gegenbaur (1867) wies zuerst darauf hin, wie die den niedersten Vertebraten noch gänzlich fehlende Hartsubstanz anfangs in der Haut sich entfaltet und von da aus erst allmählich in die Tiefe rückt.

Die Tatsache, dass bei der Zahnentwickelung die skleroblastischen Prozesse im Bindegewebe sich direkt an die Schmelzbildung in der Epidermis anschliessen, führten Klaatsch (31) zu der Anschauung, dass die Umwandlung der Mesenchymzellen zu Skleroblasten auf eine Art Reiz zurückzuführen sei, den die sich umbildenden Ektodermzellen ausüben.

Schon damals hat jedoch Klaatsch die Unhaltbarkeit dieser durch keinerlei objektive Beobachtung gestützten Umwandlung der Bindegewebszellen zu Knochenbildnern erkannt, und mit folgenden Worten gekennzeichnet:

»Ich bin dieser Auffassung im Einzelnen überall gefolgt, da ich keine andere, bessere dafür einsetzen konnte. Das Bedürfnis nach einer solchen aber drängte sich deshalb auf, weil in der von mir verwerteten Vorstellung ein dunkler Punkt sich findet; es ist die Verwertung des »Reizes«, der sich von Zelle zu Zelle fortpflanzen soll. Ich halte es für wahrscheinlich, dass erneute Forschungen hier eine einfachere und korrektere Vorstellungsweise schaffen werden. Wie sich diese gestalten wird, lässt sich zwar voraussehen, aber nicht näher ausführen. Es genüge daher der Hinweis, dass dieselbe die Kontinuität des Zellenmaterials, das den ersten Knochen schafft und die Verbreitung dieser Skleroblasten über den Organismus im Auge behalten muss, gegenüber der von mir vertretenen Funktionsänderung der Bindegewebszellen«.

Vier Jahre vergingen, ehe Klaatsch (32) mit seinen neuen Beobachtungen über die Herkunft der Skleroblasten vor die Öffentlichkeit trat, durch die er die in seiner ersten Publikation offen gelassenen Lücken auszufüllen bestrebt war. Erneute Untersuchungen der Selachierhaut, deren Ergebnisse er auch an Teleostiern bestätigt fand, zeigten ihm, dass die frühesten Ereignisse der Knochenbildung bisher noch keineswegs genügend erkannt waren.

Wenden wir uns zunächst zur Betrachtung seiner objektiven Befunde.

Die Beobachtungen von Klaatsch beziehen sich auf Selachier und Teleostier. Bei Selachiern ist die Entwicklung der Placoidorgane und der Hornstrahlen in den Flossen eingehend geschildert.

Die Untersuchung der Schuppenbildung bei den Selachiern zeigte zunächst, dass dieselbe keineswegs, wie Klaatsch in seiner ersten Arbeit gemeint hat, bei allen Haifischen ziemlich gleichartig vor sich geht, sondern, dass es verschiedene ontogenetische Modi dafür gibt, die allerdings von einem gewissen Stadium an in eine gemeinsame Bahn einlenken. Besondere Aufmerksamkeit ist relativ frühen Stadien gewidmet worden, wobei das unerwartete Resultat zutage gefördert wurde, dass die ersten Vorgänge der Schuppenbildung bei einigen Formen viel weiter zurückreichen, als man früher geglaubt hat und dass gerade diese, gleichsam vorbereitenden Prozesse für die Beurteilung der Skleroblasten von Wichtigkeit sind.

Es ist bekannt, dass die erste Phase jener Vorgänge die zur Schuppenbildung führen, durch die Ansammlung von Bindegewebszellen der Lederhaut unter der Epidermis eingeleitet wird, welche den »bindegewebigen Schuppenkeim« darstellen. Über die Herkunft dieser Zellen hat man sich bis dahin nicht viel Gedanken gemacht. Es war selbstverständlich, sie dem mittleren Keimblatt und zwar dem Mesenchym zuzurechnen, wobei zunächst weniger die tatsächlichen Beweise ihrer Abstammung, als vielmehr rein äusserliche Motive ausschlaggebend waren.

Querschnitte durch die Haut bei jungen Stadien von Acanthias und Heptanchus zeigen nun, dass die ersten Vorgänge, welche zum Auftreten von Skleroblasten führen, sich in der Epidermis abspielen. Die sorgfältige Vergleichung junger und etwas entwickelterer Exemplare dieser Spezies soll erkennen lassen, dass die Elemente jener »subepithelialen Zellschicht«,

innerhalb welcher sich die Hartsubstanz der Schuppen anlegt, einzeln aus dem Verbande der Epidermis sich ablösende Zellen darstellen.

Die Beweise, durch die Klaatsch diese Meinung zu rechtfertigen sucht, sind zweierlei Art. Erstens soll die äussere Oberfläche des von den dichtgedrängten Coriumelementen gebildeten Zellenmaterials während der ganzen Zeitdauer des Entstehens jener »Grenzschicht« geradlinig abgegrenzt sein; nirgends finden sich Elemente, welche, etwa das Niveau der andern überragend, sich in die Grenzzone verschöben. Auch von Mitosen findet sich hier nichts. Ausserdem unterscheiden sich die Elemente der Grenzzone von denen des Coriums durch ihre Grösse und ihre Chromatinstruktur. Hingegen schliessen sie sich in diesen Punkten vollständig den Epidermiszellen an.

Zweitens glaubt Klaatsch den Beweis dafür erbringen zu können, dass die Elemente der Grenzzone aus dem Verbande der Epidermis sich gelöst haben. Er gibt eine Beschreibung dieser Vorgänge an der Hand von Abbildungen, welche verschiedene Phasen einer Zellauswanderung darstellen. Der Austritt selbst wird durch die Wucherungsprozesse in der Epidermis bedingt, während er den einmal aus dem Verbande der Epidermis ausgeschiedenen Zellen aktives Wandervermögen zuschreibt. So kommt es, dass von gewissen Punkten aus die Elemente gleichsam ausstrahlen, um schliesslich unter Epidermispartieen zu gelangen, von denen sie, durch die sich ausbildende Basalmembran vollständig geschieden sind.

Mit der Ausbildung dieser Schicht ist ein neuer Bestandteil in der Haut aufgetreten, den Klaatsch als »subepitheliale Zellschicht« bezeichnet.

In etwas vorgerückteren Stadien, in denen die Basalmembran schärfer hervortritt, scheint der Austritt der Zellen aus dem Ektoderm zu stocken. Jedenfalls vollzieht er sich nicht mehr in grösseren Massen. In diesem Stadium verdienen die Mitosen

der basalen Epidermisschicht, deren Teilungsachse zur Oberfläche des Körpers senkrecht steht, so dass die Tochterzelle nach Ablauf der Zellteilung in die Grenzzone zu liegen kommt, besondere Beachtung.

Diese subepithelialen Skleroblasten sind es nun, welche sich an gewissen Stellen anhäufen, durch lebhafte Zellteilung sich vermehren, und später den kegelförmigen Dentinkeim und die Anlage der Basal-Platte liefern. Der Dentinkegel wird von einer Faltung der Epidermis eingefasst, und diesen Teil der Schuppenanlage bezeichnet Klaatsch als den Faltungsrand. Die äussere Partie des letzteren ist noch in verhältnismäfsig vorgerückten Stadien Keimzone der Skleroblasten. An diesen Stellen soll die basale Abgrenzung der Epidermis stets unterbrochen sein. Hier treten teils Basalzellen direkt in die Tiefe, teils schieben sich Elemente aus höheren Schichten um den Rand des Schmelzbezirks herum in die Lederhaut. Dadurch wird es nach Klaatsch verständlich, dass der Dentinkeim beständig wächst, obwohl sich in ihm relativ wenig Mitosen finden und obwohl derselbe von den Coriumzellen aus keinen Zuzug empfängt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei Mustelus, indem bei diesem die Auswanderung jener Zellen, welche den Dentinkegel liefern, nicht einzeln erfolgt; sondern die tiefe Ektodermschicht erleidet in toto eine Veränderung, welche zunächst zur Ausbildung lokaler Verdickungen führt. Später werden diese Zellanhäufungen, die sich inzwischen durch Zuzug aus höheren Teilen der Epidermis vergrössern, von dem späteren Schmelzepithel abgelöst. An der Peripherie der ganzen Anlage bleibt jedoch der Indifferenzzustand noch erhalten, hier ist eine Scheidung der Epidermis von den Skleroblasten noch nicht ausführbar.

Eine vermittelnde Stellung zwischen den beiden geschilderten Arten der Schuppenbildung nimmt die Entwicklung der Kieferzähne von Mustelus ein, welche in der allgemeinen Konfiguration

mehr mit der Schuppenbildung von Acanthias und Heptanchus, in der Beschaffenheit des Faltungsrandes aber mit der Entwicklung der Musteleusschuppen übereinstimmt.

Die Untersuchungen über die Entwicklung der Hornstrahlen in den Flossen der Selachier sind an Mustelus angestellt worden. Als Ausgangspunkt dient ein Stadium, welches das Bild der mesodermfreien Ektodermfalte darbietet. An den Ektodermrand der Flosse stösst zentral »mesodermales« Gewebe, aus dicht gedrängten Zellen bestehend.

Die Beziehungen, welche diese »mesodermale« Füllmasse der Flosse zum ektodermalen Flossensaum besitzt, konnte an den nächstälteren Stadien dahin entschieden werden, dass die tiefe Ektodermschicht die Matrix für die nach innen davon liegenden »Mesodermzellen« darstellt. Es lässt sich nach Klaatsch Schritt für Schritt verfolgen, wie die Zellen der tiefen Ektodermschicht, aus ihrem Verbande ausscheidend, sich dem Achsengewebe der Flosse zugesellen. In einer geringen Entfernung vom Flossenrand hört jeglicher Zusammenhang auf.

An etwas älteren Stadien soll zu sehen sein, wie sich die »ektogene« Zellmasse an der Peripherie der Flosse nach dem Körper zu ausbreitet, unmittelbar nach innen von der Epidermis, aber von dieser nunmehr scharf geschieden. Sie besteht auf dem Durchschnitt aus etwa drei bis vier Reihen von Kernen über einander. Zwischen ihr und dem Ektoderm erkennt man schon bei schwacher Vergrösserung eine sehr deutliche, wenn auch schmale, helle Zone. Man könnte dieselbe fast für eine Art Basalmembran der Epidermis halten, träten nunmehr nicht Differenzierungen auf, die ihr eine andere Bedeutung zusprächen. In dieser Grenzschicht entstehen bei Mustelusembryonen von 4 cm Länge die ersten Hornstrahlen. Sie erscheinen zunächst als ausserordentlich feine Hornstäbchen, deren kreisrunde Durchmesser einander völlig gleichen. Sie sind weit kleiner als die Zellkerne. Nach der Lage dieser Gebilde könnte man zunächst

noch zweifelhaft sein, wohin sie gehören. Man könnte sie für Differenzierungen des basalen Teiles der Epidermiszellen halten, wenn nicht der weitere Entwicklungsgang mit aller Entschiedenheit sie den nach innen davon liegenden ektogenen Zellen zuwiese. Zwischen die Masse der letzteren hinein entfalten sich nämlich die jungen Hornstrahlen, wobei sie samt den sie allmählich umhüllenden Bildungszellen von der Epidermis abgedrängt werden. Dies geschieht durch das Auswachsen von Teilen, welche vom Körper aus allmählich auf die Flosse übergreifen. Diese neue Zellmasse stellt jedenfalls in der Hauptmasse eine Fortsetzung der Lederhaut dar, welche ausserdem noch reichlich ektogene Skleroblasten aufnimmt.

So werden allmählich die Hornstrahlen samt ihren Bildungszellen in die Tiefe verlagert, wobei in späteren Stadien der Flossenrand die Bedeutung der Keimzone beibehält, aus welcher das Bildungsmaterial der Hornstrahlen stets neuen Zuzug erhält.

Als nächstes Kapitel folgt die Entwicklung der Knochen bei Teleostiern.

Die erste Knochenbildung in Beziehung zu Hautsinnesorganen wird an der Hand einer Anzahl von Beispielen erläutert. Das Resultat dieser Beobachtungen war, dass, wie Klaatsch sich ausdrückt, die ersten Vorgänge der Knochenbildung sich gänzlich in der Epidermis abspielen. Dies geschieht stets in der gleichen Weise: Die basalen Zellen der Epidermis werden von den übrigen different. Ihre Kerne erlangen zum Teil eine bedeutende Grösse und zeigen ein Kernkörperchen mit grosser Deutlichkeit. Die Zellen bleiben entweder kubisch, oder sie zeigen eine leichte Abplattung, einige derselben erlangen bedeutende Grösse. In dieser Weise sondern sich die Zellen von den übrigen auf gewisse Strecken hin. Diese Sonderung wird aber erst dadurch definitiv, dass ein freier, heller Spalt an der äusseren Begrenzung der betreffenden Zellenzone sich bildet.

Dadurch erscheint die letztere gleichsam aus der übrigen Epidermis herausgeschält und sinkt nun in toto in das unterliegende Gewebe ein. Dabei aber bleibt die Zellmasse, die nun in unregelmäfsiger Weise mehrschichtig wird, ihr epitheliales Gefüge aufgibt, mit der Epidermis an einem Punkte, der meist an der Peripherie des Zellenhaufens liegt, in Zusammenhang. Fügen wir hinzu, dass nun innerhalb dieser aus der Epidermis ausgeschalteten Materie eine dünne Lage von homogener Hartsubstanz auftritt, so haben wir das Bild einer ersten Knochenanlage, wie es immer wieder dem Beobachter entgegentritt.

Hand in Hand mit der ersten Abscheidung von Knochensubstanz, rücken die letztere auf beiden Seiten umschliessenden Bildungszellen in die Tiefe der Lederhaut, wodurch endlich jede örtliche Beziehung zur Epidermis verloren geht.

Aber auch an späteren Stadien meint Klaatsch überzeugende Bilder für die ektodermale Herkunft der Skleroblasten gefunden zu haben. Er beschreibt solche am Operkularknochen, aus denen hervorgehen soll, dass dort, wo der Zusammenhang mit der Epidermis bleibt, zwischen Epidermis und Skleroblasten eine Grenze vollständig fehlt, sowie Zellen aus dem Ektodermverband beständig zur Knochenanlage vorrücken. In geringer Entfernung von der Austrittsstelle der Skleroblasten wird die Abgrenzung der Epidermis vom Bindegewebe wieder scharf.

Auf die im übrigen prinzipiell gleichlautenden Angaben bezüglich der Entwicklung bestimmter Knochenanlagen werde ich an enstsprechender Stelle noch zurückkommen. Hier sei nur noch mit Bezug auf die Bildung der Zahnknochen erwähnt, dass Klaatsch bei diesen den Zusammenhang des Ektoderms mit dem Odontoblastenmaterial ebenso offenbar und ausgedehnt fand, wie bei der Kieferzahnbildung der Haie.

Man kann sich mit Klaatsch die ganze Zahnanlage hervorgegangen denken aus einem Faltungsprozess an der Basis der Epidermis. Die stark einspringende innere Falte ist im vor-

liegenden Fall rein ektodermaler Natur, die äussere ist in ektogenes Mesenchymgewebe aufgelöst. Von hier aus verbreiten sich die Skleroblasten unter der Haut. Die innere Einfaltung kann man der Zahnleiste der Selachier vergleichen.

Bei der Entwicklung der Schuppen der Teleostier fand Klaatsch bezüglig der Skleroblastenbildung vollständige Übereinstimmung mit den Kopfknochen. Auch hier zunächst Veränderungen der basalen Epidermisschicht, welche sich gegen die übrige Epidermis scharf abgrenzt. Alsdann kommt es zur Ausbildung jenes schmalen Spaltes, wodurch die Schuppenanlage aus der Epidermis gleichsam herausgeschält wird.

Mit den Angaben Klaatschs über die Bildung der knöchernen Flossenstrahlen werden wir uns weiterhin eingehender zu beschäftigen haben.

Als Antwort auf den Angriff von Rabl hat Klaatsch in einem Vortrag (34) die Abstammung der Skleroblasten vom Ektoderm nochmals betont. Bei dieser Gelegenheit beschränkte er sich auf die Vorgänge bei der Entwicklung der Knochen an der Aussenfläche des Kopfes. Diese Knochen entstehen seiner Meinung nach insgesamt im Anschluss an die Bildung der Hautsinnesorgane, indem letztere schon frühzeitig einen Fortsatz bekommen, der sich sekundär durch Auftreten einer neuen Grenzmembran gegen die übrige Epidermis abgrenzt. Im Laufe der weiteren Entwicklung geht die ursprüngliche Basalmembran in dem peripherischen Gebiet des Fortsatzes verloren, wodurch die ektodermalen Zellen des letzteren ins umliegende Mesenchym kontinuierlich übergehen, während die schon im vorigen Stadium angelegte Grenzmembran, bis an die Sinnesknospe heranreichend, wieder eine scharfe basale Begrenzung der Epidermis darstellt. Dort, wo die ursprüngliche, mächtig entwickelte Basalmembran den Skleroblastenaustritt überdauert, ist unter Umständen in der dichten Zellmasse der tiefen Ektodermwucherung die erste Spur einer Hartsubstanz zu erkennen. Zur gleichen Zeit kann

Fig. 9.

Ekt.
My.
Bfl.
Zw.
R. lat.
Schg.
Ch.

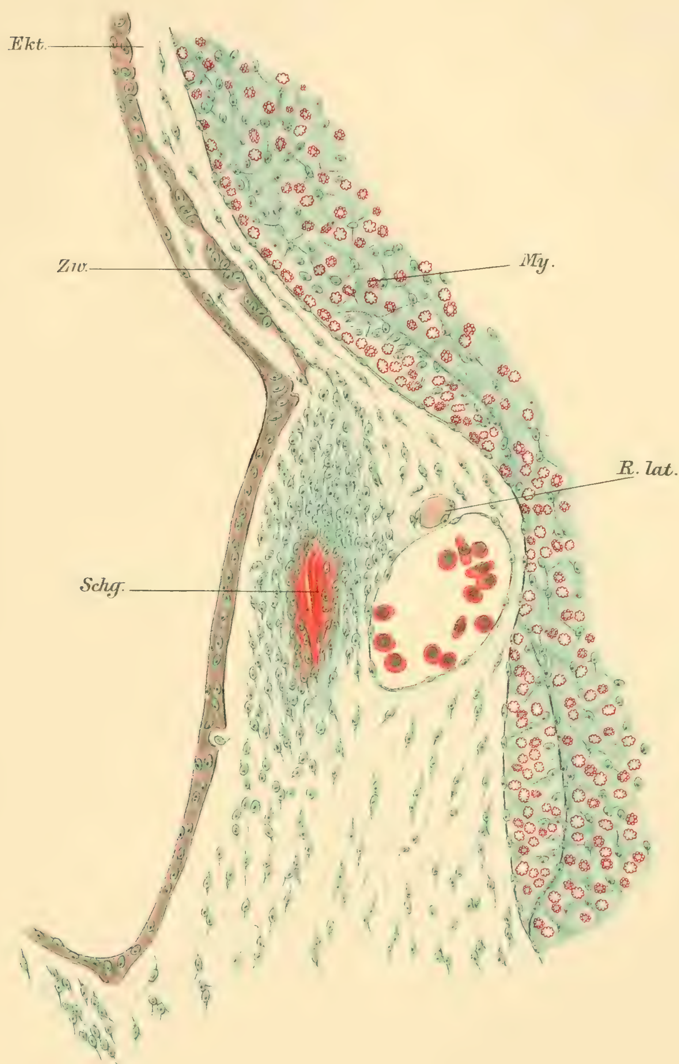
Fig. 10.



Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 11.



Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.
Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

man im Bereiche der tiefen Ektodermwucherung die erste Anlage eines Nervenstranges konstatieren. Klaatsch hält daher die tiefe Ektodermwucherung für gemischter Natur, und möchte sie als Neuro-Skleral-Anlage bezeichnen. Er meint, sich auf diesem Wege dem Kausalmoment der Ausspaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm zu nähern. Ebenso wie die Sinnesknospen selbst aus zweierlei Elementen, Sinneszellen und Stützzellen bestehen, muss auch den auswandernden Zellen die Fähigkeit zugesprochen werden, in beiden Richtungen sich zu differenzieren

Überblicken wir nochmals die Wege, welche Klaatsch die austretenden Skleroblasten durchwandern lässt, so können wir sagen, dass in der überwiegenden Mehrzahl der Befunde sich der subjektiven Deutung ein breiter Spielraum darbietet. Es handelt sich zumeist um Verwaschenheit der basalen Begrenzung und um unmittelbaren Übergang von zwei Gewebsqualitäten ineinander. Nur in ganz seltenen Fällen finden wir bei Klaatsch die Andeutung, dass Teile der basalen Zellschicht different werden und sich ablösen; und gerade hier sind leider die bildlichen Belege für seine Ansicht unzureichend.

Eine Aufzählung der widersprechenden Beobachtungen von Seiten anderer kann ich mir unter Hinweis auf die Einleitung ersparen, umsomehr, da ihnen, meiner Ansicht nach, nicht mehr Beweiskraft zugesprochen werden darf, als negative Befunde im allgemeinen verdienen.

Bevor ich auf eine Darstellung meiner eigenen Befunde eingehe, möchte ich kurz über das Material und die angewandte Technik berichten.

Zur Untersuchung gelangten Forellen (Salmo Fario L.) und Lachse (Salmo Salar L.). Die befruchteten Eier sind von der Fischzuchtanstalt Selzenhof mir auf die liebenswürdigste Weise zur Verfügung gestellt worden, wofür ich auch an dieser Stelle

dem Leiter der Anstalt, Herrn Direktor Meyer meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Die Bruttröge waren zwei Winter hindurch in Tätigkeit, so dass insgesamt 8 Stämme gezogen werden konnten. Da von einem jeden Stadium allemal 8—10 Exemplare aufbewahrt wurden, musste der technischen Seite besondere Sorgfalt gewidmet werden.

Zur Fixierung haben sich besonders zwei Gemische bewährt: die Zenkersche Lösung, sowie das v. Lenhossék sche Gemisch. Ausserdem sind namentlich junge Stadien auch nach Flemming fixiert worden.

Zur Entfernung der Eierschalen der frühesten Entwicklungsstadien habe ich mich anfangs der von H. Virchow erdachten und von Kopsch (39) angegebenen Methode bedient. Dieselbe besteht aus einer Vorfixierung mit Chromessigsäure (Chromsäure 2,00 gr., Aqua dest. 900,0 ccm., Acid. acet. glac. 100,0 ccm.). Nach kurzem Aufenhalt in einer Chromsäurelösung (2 : 1000 Wasser) werden die Keimscheiben in Kochsalzlösung (0,7—1,0 $^0/_0$) kurz abgespült und in conc. wässriger Sublimatlösung oder Chrom-Osmium-Essigsäure weiter fixiert.

Es zeigte sich jedoch bald, dass man ebensoviel mit einer kurzdauerden Anfixierung vermittelst der jeweilig benutzten Fixierungsflüssigkeit erreichen kann, indem schon nach einigen Minuten die Eihaut so durchscheinend wird, dass man sie entfernen kann, ohne Gefahr zu laufen, dass man bei dieser Manipulation die Embryonalanlage selbst verletzt. Bei etwas vorgerückteren Stadien, bei denen man den Embryo schon durchsehen kann, empfiehlt es sich, mit zwei scharfen Pinzetten die Eihaut in physiologischer Kochsalzlösung unmittelbar neben dem Embryo vorsichtig auseinanderzureissen. Man überträgt dann den freigewordenen Embryo mit Hilfe eines kleinen Hornlöffels in die Fixierungsflüssigkeit. Diese Methode hat vor der Anfixierung den grossen Vorteil, dass das kleine Fischchen

nach einigen konvulsiven Zuckungen in vollständig gestrecktem Zustande abgetötet und dadurch später beim Schneiden die Orientierung wesentlich erleichert wird.

Eine Zeitdauer für die Fixierung ist nicht anzugeben; dieselbe betrug in der von mir zumeist angewandten Zenkerschen Lösung je nach der Grösse des Objektes 5 Minuten bis mehrere Stunden. Nach der aufsteigenden Alkoholreihe kamen die Objekte in etwas eingedicktes Cedernholzöl und von da aus in reines Paraffin. Und zwar wurden sämtliche Objekte mit Hilfe kleiner Papierkästchen sofort eingebettet, nicht erst längere Zeit in Alkohol aufbewahrt. Dieses Verfahren hat das Materialsammeln zunächst etwas erschwert, besitzt aber soviel Vorzüge vor der gebräuchlichen Methode des Aufbewahrens in Alkohol, dass es für alle Fälle aufs Beste empfohlen werden kann. Erstens leidet das Gewebe stets im Alkohol auch bei der sorgfältigsten Behandlung, und zweitens sind die fertigen Blöcke leichter aufzubewahren und immer schnittbereit. Dabei kann man nötigenfalls später immer noch eine Umbettung vornehmen, ohne dass die Güte des Objektes dadurch auch nur im geringsten beeinträchtigt wird.

Ebensolche Sorgfalt ist dem Schneiden und Färben der Objekte gewidmet worden. Es wurden ausser Sagittalschnittserien hauptsächlich Quer- und Horizontalschnitte angelegt, bei denen die Gefahr, durch Schrägschnitte irregeführt zu werden, die geringste ist. Es gelang auf diese Art mit Hilfe einer sorgfältigen Differenzierung bei der durchschnittlichen Schnittdicke von 10 μ Präparate herzustellen, die an Güte und Klarheit zweifellos allen Anforderungen genügen, welche an Präparate gestellt werden müssen, die zur Entscheidung der hier zu behandelnden äusserst diffizilen Fragen herangezogen werden. Zur Färbung diente Hämatoxylin-Eosin, Van Giesonsche Lösung und Ehrlichs Triacid. Hierbei ist, ebenso wie bei den vorhergegangenen Phasen der Behandlung, zunächst weniger

von einer speziellen Methode zu erwarten; vielmehr hängt alles davon ab, dass wir das betreffende Verfahren, dessen wir uns gerade bedienen, sorgfältig und gewissenhaft zu Ende führen. Nur so ist man diesen Fragen, deren Lösung hauptsächlich auf technischem Gebiete liegt, gewachsen und imstande, allen Einwänden zu begegnen.

Die Beobachtungen, die ich hier mitteilen möchte, bilden einen Teil der Ergebnisse jener Untersuchungen, mit denen ich mehr als zwei Jahre lang beschäftigt war. Bei der Wichtigkeit der Frage und in Anbetracht der vielen Missgriffe, die man sich bei der Behandlung derselben schon zu schulden kommen liess, schien äusserste Vorsicht am Platze zu sein. Ich glaubte dieser Bedingung in erster Reihe dadurch gerecht zu werden, dass ich mit einer Veröffentlichung solange zögerte, bis ich mich im Besitze eines Beweismaterials sah, das auch den Skeptischen zu überzeugen vermag. Ich will mich auch im folgenden einer jeden weitergehenden Verallgemeinerung und phylogenetischer Betrachtung enthalten und mich einfach darauf beschränken, meine Befunde zu schildern wie sie sind, und wie sie allein gedeutet werden können.

Für den Gang der Beweisführung ist die Richtung gegeben. *Es muss erstens klar gelegt werden, dass im Bereiche der Epidermis in gewissen Stadien eine Differenzierung stattfindet und Zellaustritt erfolgt und zweitens der Beweis geliefert werden, dass die ausgeschiedenen Zellen stellenweise tatsächlich Knochen liefern.*

Es ist zweifellos, dass die Bestrebungen von *Klaatsch*, schon beim einfachen Versuch zu beweisen, dass Zellen im späteren Stadium aus dem Ektoderm austreten, gescheitert waren. Er kam sozusagen garnicht in die Lage, für die eigentliche Frage des Entstehens von Knochen aus diesen Zellen eintreten zu können, so rasch war ihm durch das einfache Ab-

leugnen dieser Tatsache die reelle Grundlage für weitere Ausführungen von seinen Gegnern entzogen worden. Wir müssen daher diesem Teil der Frage eingehende Beachtung schenken.

Differenzierungen, welche mit der Bildung von Skleroblasten in Verbindung stehen, finden sich bei Forellen — auf die ich mich der Einfachheit halber bei den nachfolgenden Beschreibungen beschränken will — am ausgedehntesten vom 35. bis zum 75. Tage der Entwickelung, bei einer durchschnittlichen Wassertemperatur von 7° C. Am mannigfaltigsten und zugleich am klarsten sind sie zu beobachten zu einer Zeit, wo es noch an keiner Stelle zur Ausbildung von Knochenanlagen gekommen ist. Stellenweise sind sie aber auch noch längere Zeit nach dem ersten Auftreten von Knochenanlagen zu beobachten.

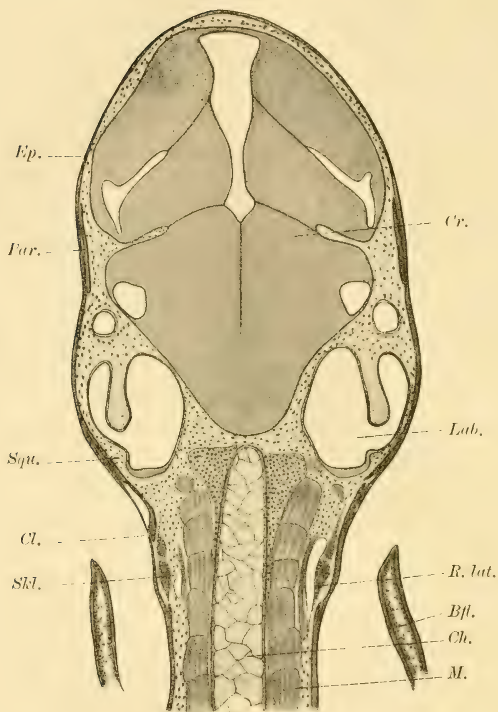
Man kann wohl im allgemeinen sagen, dass diese Erscheinungen im Bereiche des Ektoderms der zeitlichen Aufeinanderfolge der Knochenbildung entsprechend auftreten, dieselbe sozusagen ankündigen. Am frühesten finden wir die Veränderungen im Bereiche des späteren Schultergürtels und der Schwanzflosse, zuletzt in der Gegend des späteren Schädeldaches.

Aber nicht das zeitliche Aufeinanderfolgen dieser Differenzierungen ist es, was uns besonders interessiert, sondern die Art und Weise des Vorganges selbst.

Wir können im allgemeinen zwei Arten von Differenzierungen im Bereiche des Ektoderms unterscheiden. In die erste Gruppe gehören jene Erscheinungen, bei denen es sich um Einzelaustritt von Zellen aus dem epithelialen Verbande der Epidermis handelt. Eine zweite Gruppe bildet hingegen die Art des Zellenaustrittes, bei dem es zunächst typischerweise zur Ausbildung einer different gewordenen Lamelle kommt, welche dann, je nach der Stelle ihres Auftretens im weiteren Verlaufe der Entwickelung ein verschiedenes Verhalten zeigen kann.

Ich wende mich zuerst zur Besprechung der Vorgänge bei der Ablamellierung, die sowohl durch ihre Ausbreitung als auch

Textfigur 1.



Teil eines Horizontalschnittes durch einen Forellen-Embryo 59 Tage nach der Befruchtung.

Ep. Epidermis;
Par. Ablamellierung in der Gegend des späteren Parietale;
Squ. Ablamellierung in der Gegend des späteren Squamosum;
Cl. Ablamellierung in der Gegend des späteren Cleithrum und Supracleithrale;
Skl. Skleroblastenlager der Deckknochen des Schultergürtels;
R. lat. Ramus lat. nervi vagi;
Lab. Labyrinthanlage;
M. Rumpfmuskulatur;
Ch. Chorda;
Cr. Cerebrum;
Bfl. Brustflosse.

durch das ungewohnte der Erscheinung selbst, im höchsten Grade des Interesses wert ist.

Textfigur 1 zeigt einen Teil des Horizontalschnittes durch den dorsalen Abschnitt eines Forellenembryo am 45. Tage nach der Befruchtung. Verfolgen wir die basale Begrenzung der Epidermis nach allen Richtungen hin, so finden sich zahlreiche Stellen an denen sich ganze Lamellen ablösen. Man hat oft den Eindruck einer Art von Abhäutung, wobei allerdings die abgestossenen Epidermislamellen statt nach aussen nach innen, zwischen Epidermis und lockerem Mesenchymgewebe zu liegen kämen. Die am weitesten rostralwärts gelegene Ablösung steht mit der Entwickelung des häutigen Schädeldaches im Zusammenhange. Weiter kaudalwärts befinden sich noch zwei andere ausgedehnte Stellen der Ablamellierung. Eine in der Gegend des kaudalen Teiles der Ohranlage, und in fast unmittelbarem Anschlusse daran die dritte, welche die knöcherne Schultergürtelanlage in sich fasst. Die organogenetische Bedeutung dieser Differenzierungen werde ich weiter unten eingehend erörtern.

Durchmustern wir die zahlreichen Abbildungen, welche die verschiedenen Phasen der Ablamellierung darstellen (Figur 3—8 und Figur 13—16), so muss es uns auffallen, dass sie keineswegs nach einem bestimmten Typus verläuft, sondern sich im höchsten Grade abwechslungsreich gestaltet.

Für eine Anzahl der Fälle kann das Auftreten einer different gewordenen Zelllage als erste Veränderung gelten, welche zunächst noch nach allen Seiten hin mit der Epidermis zusammenhängt, aber von den oberflächlichen Schichten schon durch das Auftreten eines engen Spaltenraumes getrennt erscheint (Fig. 13). In der darauffolgenden Periode der Entwickelung können sich insoferne Unterschiede bemerkbar machen, als bei einem Teil der Fälle sich die Lamelle vom Ektoderm ablöst, wobei die Zellen ihren epithelzellenähnlichen Charakter zunächst noch beibehalten, während in einem anderen grossen Teil der Fälle

sie noch im Bereiche der Epidermis ihre Zellform ändern und typischen Mesenchym-Charakter annehmen. Letzteres ist namentlich im Kopfgebiet oft zu beobachten (Figur 20). Auch eine solche Zellkette wird später von der Epidermis abgetrennt, wobei die Zellen untereinander ihren Zusammenhang auch weiterhin bewahren können, oder aber, was nicht selten der Fall ist, eine jede Verbindung aufgeben und so auf keine Weise mehr vom umgebenden Mesenchym unterschieden werden können.

Einen nicht seltenen Befund bilden die verschiedensten Formen von Kerndegeneration, welche die Vorgänge der Zelldifferenzierung und Ablösung stets begleiten. Sie finden sich zumeist verteilt zwischen der different gewordenen Zellschicht und der oberflächlichen Epidermis und sind nicht zu unterschätzen als Beweis dafür, dass die Veränderungen an der betreffenden Stelle schon geraume Zeit hindurch bestanden haben.

Die zugrunde gehenden Zellen sind zumeist wohl solche, die durch Trennung der basalen Schichte der Epidermis von den mehr oberflächlichen Zelllagen ausgeschaltet, bezw. des epithelialen Zusammenhanges verlustig gegangen sind. Manchmal sieht man Degenerationsfiguren auch mitten in der Epidermis und es ist daher nicht ausgeschlossen, dass sie zuweilen der Ablösung vorangehen, sie sozusagen einleiten können. In Figur 20 ist neben der in Ablösung begriffenen Zellschicht ein degenerierter Kern in der benachbarten Epidermis zu sehen und es ist wohl denkbar, dass solche Vorgänge der Ausbreitung der Ablamellierung auf benachbarte Epidermispartieen Vorschub leisten können.

Einzelaustritt vollzieht sich stets in zwei Etappen. In der ersten lockert sich der Zusammenhang der Zellen mit der Nachbarschaft, sie erhalten Fortsätze wie die Mesenchymzellen, erheben sich aber zunächst nicht aus dem epithelialen Gefüge ihrer Schwesterzellen (Figur 21). Im nächsten Stadium kann

man beobachten, wie an solchen Stellen eine Zelle nach der andern sich ablöst, wobei zunächst eine kleine Lücke in der Epidermis zurückbleibt, die aber bald durch heranrückende Zellen aus der Umgebung wieder ausgefüllt erscheint (Figur 22).

Als Übergang von der Ablamellierung zum Einzelaustritt können die Fälle betrachtet werden, bei welchen es zunächst zu einer Verdickung im Ektoderm kommt, aus dem dann ausser einzelnen Zellen auch ganze Gruppen von solchen ins darunterliegende Mesenchym ausschwärmen (Figur 10).

Er kann als allgemeine Regel für die Erforschung der ektodermalen Knochenanlagen aufgestellt werden, dass sie von einem sehr frühen Stadium ihren Ausgang nehmen müssen. Noch lange bevor wir an dieser oder jener Stelle ein Osteoblastenlager entdecken, innerhalb dessen im nächsten Stadium die Knochenbildung einsetzt, müssen wir dem Verhalten des Ektoderm in der Umgebung der betreffenden Stelle weit zurückreichend Beachtung schenken. Die Erkenntnis dieser Tatsache birgt zugleich die Erklärung dafür in sich, wie es geschehen konnte, dass trotz zahlreicher Bearbeitung die genetische Beziehung gewisser Knochenanlagen zur Epidermis bisher noch keine richtige Lösung fand.

Am einfachsten und zugleich überzeugendsten gestalten sich die Verhältnisse bei der Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen, die ich eben deshalb als ersten Gegenstand bei der Darlegung meiner Befunde heranziehen möchte.

Die gründlichste Arbeit, die wir über die Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen bei Teleostieren besitzen, ist zweifellos die von Ross Granville Harrison (24).

Harrison stützt sich bei der Beschreibung auf Serienschnitte durch die unpaaren Flossen, in denen sich die Bildung der Strahlen in keiner Beziehung von den paarig angelegten unterscheidet, und die sich ausserdem durch symmetrische Bilder und leichte Orientierung auszeichnen.

Er geht von einem Stadium aus, in welchem die Epidermis der Schwanzflosse an Querschnitten aus drei oder vier Zelllagen besteht, mit oberflächlich zerstreut liegenden, zahlreichen Becherzellen. Dann kommt eine homogene Basalmembran und unmittelbar unter dieser liegt das Mesenchym. Im Bereiche des letzteren unterscheidet er eine peripherische, der Epidermis unmittelbar anliegende »feste Haut«, die aus mehr oder weniger unregelmässigen Reihen von festen Zellen mit grossen Kernen und Kernkörperchen besteht, während die mittleren Teile der Flosse das gewöhnliche Bild des undifferenzierten Mesenchyms zeigen. Fast von den Mesenchymzellen umgeben, aber unmittelbar an der inneren Seite der Basalmembran liegen die im Schnitte quergetroffenen Hornfäden.

Als den ersten wichtigen Schritt, der die Bildung der Flossenstrahlen einleitet, bezeichnet Harrison das Abrücken der Hornfäden von der basalen Fläche der Epidermis.

An den Stellen nämlich, an welchen die Flossenstrahlen später erscheinen sollen, finden sich die Hornfäden, welche vorher direkt unter der Epidermis lagen, mehr oder weniger tief in das Mesenchym eingebettet, während sie an allen andern Stellen noch ihre ursprüngliche Lage, dicht unter der Basalmembran und hart an der unteren Epidermisschicht, beibehalten haben.

Nach der Ansicht von Harrison handelt es sich in diesem Falle um ein Eindringen von Mesenchymzellen, welche trennend zwischen die Hornfäden und die Epidermis, resp. die Basalmembran hineiwuchern. Selbstverständlich kann dieses Eindringen nicht direkt beobachtet werden, ebensowenig wie die Grössenzunahme und Gestaltsveränderung der von nun an »Osteoblasten« genannten Zellen.

Die erste Anlage der Flossenstrahlen soll nun in Form feiner, stark lichtbrechender Körnchen innerhalb des Protoplasmas

der Osteoblasten nahe an der Grundmembran der Epidermis auftreten.

Später soll sich an der, der Epidermis zugewandten Aussenseite eine Degeneration oder Transformation bemerkbar machen, die zur Ausbildung einer homogenen Grundsubstanz führt, in welcher die Körnchen noch liegen. Die Strahlen werden nicht in ihrer ganzen Länge auf einmal angelegt. Der älteste Teil der Strahlen liegt im basalen Teile der Flosse. Er meint im Gegensatz zu Lereboullet und Mc. Intosh and Prince, dass das Wachstum der Strahlen in zentrifugaler Richtung erfolgt.

Nicht uninteressant ist die Angabe von Harrison, dass die Osteoblastzellen schon eine geraume Strecke vor den ersten Spuren der zugehörigen Strahlen erkannt werden könne und sich von dem übrigen Mesenchym durch ihre grosse Gestalt und die Beschaffenheit ihres Kernes unterscheiden. Sie färben sich tiefer blau in Flemmings Haematoxylin und in Goldchloridpräparaten viel röter als die gewöhnlichen Zellen.

Harrison weist auf die Tatsache hin, dass eine Serie von Schnitten eines ziemlich ausgewachsenen Embryos alle möglichen Stadien in der Entwicklung dieser Strahlen zeigt, von den ältesten an der Basis, bis zu dem Punkte der Flossenperipherie, wo die Körnchen gerade abgelagert werden. Gehen wir etwas weiter apicalwärts, so finden wir die Strahlen breit und dünn; sie nehmen nach den Seiten stufenweise an Durchmesser ab. Wenn wir uns weiter ihrer Basis nähern, werden die Strahlen schmäler, aber viel dicker, so dass sie ungefähr die Form eines flachen Rechtecks haben. Wenn wir noch weiter zur Basis vorschreiten, finden wir die Strahlen vollkommen von Mesenchym umgeben.

Überaus zutreffend ist auch die Beschreibung der Längsschnitte. An solchen soll es gut zu sehen sein, wie die Osteoblasten mit dem Alter ihre Form verändern. In den distalen

Enden der Strahlen, wo die Körnchenbildung statt hat, sind sie noch rund, während sie basalwärts eine plattere Form und längliche Gestalt bekommen.

Endlich, genau wie die Hornfäden durch Mesenchymzellen aus ihrer ursprünglichen Lage von der Epidermis entfernt werden, erleiden auch die Strahlen selbst durch andere Mesenchymzellen eine Verlagerung in die Tiefe der Flosse.

Die Beschreibung, die Klaatsch von der Bildung der knöchernen Flossenstrahlen gibt, sind wenig befriedigend und durch Abbildungen nicht erläutert.

Über die Lage der sekundären Flossenstrahlen zur Epidermis gewinnt man nach Klaatsch am besten an Schnitten, die senkrecht zu denselben geführt sind, Aufschluss. An solchen findet man die Epidermis nach innen zu gegen die bindegewebige Achse der Flosse prominent, und jeder dieser Vorragungen ist ein Knochenstrahl angegliedert. Die letzteren erscheinen auf dem Durchschnitt sichelförmig, nach aussen konvex. Sie hängen gleichsam an epithelialen Stielen in die Bindegewebsmasse der Flosse hinein. Dabei werden sie allseitig von Skleroblasten umhüllt. So entsteht der doppelseitige Beleg mit Knochenstrahlen, den jede Flosse aufweist. Wie lange der direkte Zusammenhang der Knochenstrahlen mit der Epidermis erhalten bleibt, hat Klaatsch nicht untersucht. Der rein ektodermale Saum erhält sich jedenfalls solange, als die Flosse wächst; sie stellt die Bildungszone für die neuen Flossenstrahlen dar.

Im Gegensatz zu den Hornstrahlen, welche vom freien Rand aus sich in die Flosse hinein entwickeln, kann man sich nach Klaatsch die Teleostiergebilde (knöcherne Flossenstrahlen), als lokale leistenartige Verdickungen der Basalmembran vorstellen, welche nicht nur am Saum, sondern an der ganzen Seitenfläche der Flosse mit der Epidermis zusammenhängen.

Nicht ganz ohne Berechtigung wendet sich R. G. Harrison (26) gegen diese Beschreibung von Klaatsch: »As there are no figures given in Dr. Klaatschs paper to illustrate the development of the fin-rays, I find it difficult to unterstand his meaning. I am able to explain his account of their development only by the conjecture, that the material at his disposal was not in sufficiently good histological condition to show all details clearly.«

Nach der Ansicht von Harrison entspringen die Osteoblasten der Flossenstrahlen trotz der gegenteiligen Ansicht von Klaatsch aus dem Mesenchym. Die »lokalen leistenartigen Verdickungen der Basalmembran« Klaatschs bestehen nur so lange, als die Strahlen unmittelbar der Epidermis anliegend, einen Zusammenhang mit ihr vortäuschen. Später geht diese lokale Beziehung verloren, die Strahlen rücken ins Mesenchym und werden von Osteoblasten umschlossen. Die Basalmembran ist während der ganzen Zeit ununterbrochen und deutlich sichtbar.

Harrison lenkt die Aufmerksamkeit auf eine Lücke im Ektoderm, die nicht selten als Kunstprodukt in die Erscheinung tritt. Er meint, dass sich Klaatsch vielleicht durch sie zur falschen Annahme der ektodermalen Skleroblasten verleiten liess. Der Riss im Ektoderm ist ein Kunstprodukt und tritt seltener nach Fixation mit Sublimat als nach Fixation mit Osmium-Chrom-Essigsäure ein. Er wird verursacht durch den stärkeren Widerstand, den der Knochen im Vergleich mit dem übrigen Gewebe dem Mikrotommesser entgegensetzt. Peripheriewärts, wo der Knochen noch dünn ist, und proximalwärts, wo der Knochenstrahl schon vom Ektoderm getrennt ist, fehlt dieser Spaltraum. Ich werde auf diese Angaben und die Abbildung Harrisons noch weiter unten zurückkommen.

Nach Kenntnisnahme dieser von anderer Seite gegebenen Beschreibungen schreite ich zur Mitteilung meiner eigenen Befunde.

Betrachten wir zunächst zwei Horizontalschnitte der Schwanzflosse wie sie in Figur 1 und 2 (Tafel 1) abgebildet sind. Die erste Abbildung stammt von einer Forelle, 54 Tage nach der Befruchtung. Von einem Skelett der Flossenanlage ist so gut wie nichts zu erkennen. Erst bei genauem Zusehen und mit Hilfe der stärksten Systeme ist die Anlage der Hornstrahlen stellenweise unmittelbar unter der basalen Begrenzung der Epidermis erkennbar. Die strahlenförmige Anordnung nebst der ungemeinen Feinheit der Fädchen macht es zur Unmöglichkeit sie bei dieser Schnittrichtung in ein und demselben Präparat auf längeren Strecken hin zu verfolgen. Besondere Aufmerksamkeit verdient in diesem Stadium die Beschaffenheit der ektodermalen Begrenzung der Flosse. Diese erscheint schon bei mittlerer Vergrösserung als aus zwei Teilen zusammengesetzt, zwischen welchen man eine intensiv gefärbte membranartige Grenzschicht sieht. Untersucht man diese Stelle bei starker Vergrösserung, so glaubt man annehmen zu müssen, dass die eigentliche Epidermis nur bis an die erwähnte Membran heranreicht, während die darunter liegende Schicht trotz der epithelialen Anordnung ihrer Zellen der ektodermalen Bekleidung der Flosse nur unmittelbar anliegt, nicht aber die basale Zellschicht der letzteren darstellt. Bestärkt wird man in dieser Annahme, wenn man diese Stelle mit einem beliebigen anderen Ektodermbezirk vergleicht. Die Epidermis besteht an der seitlichen Oberfläche des Embryo aus 2 bis 3 Lagen von Zellen, deren basalste Schicht stellenweise kubischen Charakter aufweist. An den meisten Stellen besteht sie hingegen aus mehr länglichen Zellen, welche sich kaum von denen der mittleren Schicht unterscheiden. In der oberflächlichen Lage befinden sich zahlreiche Becherzellen, welche nur durch die unterste Zellschicht von der Basalmembran getrennt sind. Überträgt man diese Befunde auf die Verhältnisse in der Schwanzflosse, so kann man sagen, dass sich dieselben in nichts von

den übrigen Epidermispartien unterscheiden. Hier wie dort 2 bis 3 Zelllagen, mit verstreuten Schleimzellen, welche von der Basalmembran durch eine dünne Lage von Ektodermzellen geschieden sind. Ausserdem befindet sich aber im Gebiete der Schwanzflosse eine besondere Lage epithelialer Zellen, unmittelbar unter der vermeintlichen Basalmembran, deren Zugehörigkeit und Bedeutung vorläufig rätselhaft erscheint.

Ergibt sich nun zunächst durch einfache Betrachtung einer umschriebenen Stelle und durch einen Vergleich mit solchen aus anderen Gebieten der Embryonalanlage keine befriedigende Deutung für die fragliche Zellreihe, so können wir uns durch vorsichtiges Verschieben des Präparates nach beiden Richtungen hin leicht Klarheit über sie verschaffen. Es zeigt sich dabei, dass die in den mittleren Gebieten ziemlich hohen Zellen dieser different gewordenen Zelllage allmählich an Höhe abnehmend kontinuierlich ins Ektoderm übergehen, resp. innerhalb der eigentlichen Epidermis verbleiben. Entsprechend der Höhenabnahme der different gewordenen Zelllage nimmt ihre Begrenzung gegen die übrige Epidermis an Schärfe ab, und peripherisch unterscheidet sie sich endlich durch nichts mehr von gewöhnlichen Zellgrenzen.

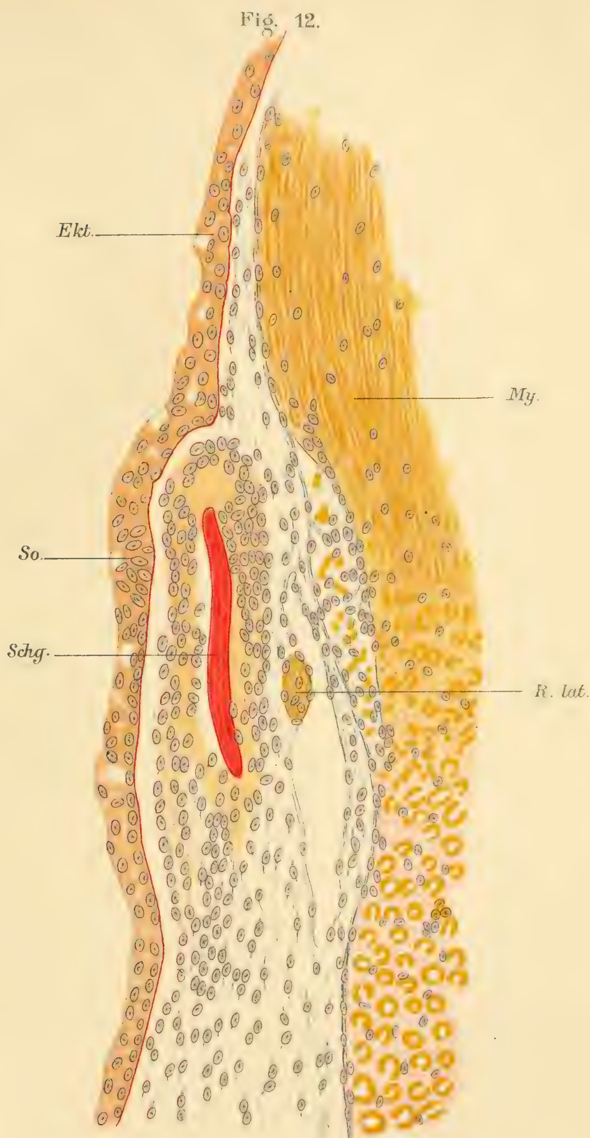
Aus dieser Beschreibung, noch deutlicher aber aus dem abgebildeten Präparat (Figur 1) geht es hervor, dass wir es mit einer different gewordenen Zellreihe an der basalen Oberfläche der Epidermis zu tun haben. Diese Zellschicht liegt in dem Stadium noch vollständig im Bereiche des Ektoderms. Bevor wir aber die Veränderungen Schritt für Schritt verfolgen, welche diese Zelllage im Laufe der Entwicklung durchmacht, werfen wir zunächst einen Blick auf die zweite Abbildung (Fig. 2), welche einen Teil der Schwanzanlage der 66 Tage alten Forelle bei derselben Schnittrichtung darstellt.

Was uns zuerst auffällt, ist die Ausbildung der Flossenstrahlen, die ziemlich weit vorgeschritten ist, zweitens aber das

Fehlen der im vorigen Stadium so auffallenden »differenten Zellschicht«. Es sind sowohl Hornstrahlen, als auch knöcherne Flossenstrahlen schon vorhanden. Erstere sind ziemlich weit axialwärts vorgeschoben, um den knöchernen Strahlen Platz zu machen, welche nunmehr der basalen Fläche der Epidermis aufliegen. Je mehr wir uns im Schnitt dem kaudalen Ende der Flosse nähern, desto ausgesprochener wird die Beziehung der Flossenstrahlen zur Epidermis. Betrachten wir die Flossenstrahlen in der Gegend der Basis der Flosse, so finden wir sie von allen Seiten von Skleroblasten umhüllt. Gehen wir weiter kaudalwärts, so kommen wir an eine Stelle, wo die Osteoblastenbekleidung an der äusseren Oberfläche des Flossenstrahles aufhört, und er mit der Basalmembran in unmittelbaren Kontakt gerät. Gehen wir noch weiter nach kaudal, so verändert sich auch die Gestalt der inneren Skleroblastenschichte. Die Zellen rücken enger aneinander, verlieren ihre typische Gestalt und unterscheiden sich durch nichts mehr von Zellen der Epidermis. Es macht also den Eindruck, als würde die bei der Basis der Flosse allseits von Mesoderm umhüllte Knochenanlage in ihrem zentrifugalen Verlaufe sich dem Ektoderm nähern und endlich vollständig in ihr verlieren. Es geben uns über diese Verhältnisse nur Schnitte Aufschluss, welche denselben Strahl in seinem ganzen Verlaufe treffen. Die überaus komplizierten Strukturverhältnisse bringen es mit sich, dass es nur selten gelingt, diese Schnittrichtung zu erreichen und in der von diesem Stadium gegebenen naturgetreuen Abbildung (Fig. 2) ist es auch nur an einer Seite (links) so der Fall.

Ich habe vorhin als besonders auffällig das Fehlen der im vorigen Stadium beschriebenen different gewordenen Zellschicht erwähnt. Ueber ihren Verbleib und ihre Bedeutung für die Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen geben uns am besten Querschnitte Aufschluss und ich wende mich deshalb nun zur Beschreibung einer kontinuirlichen Reihenfolge solcher Präparate.

Fig. 12.



Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 13.

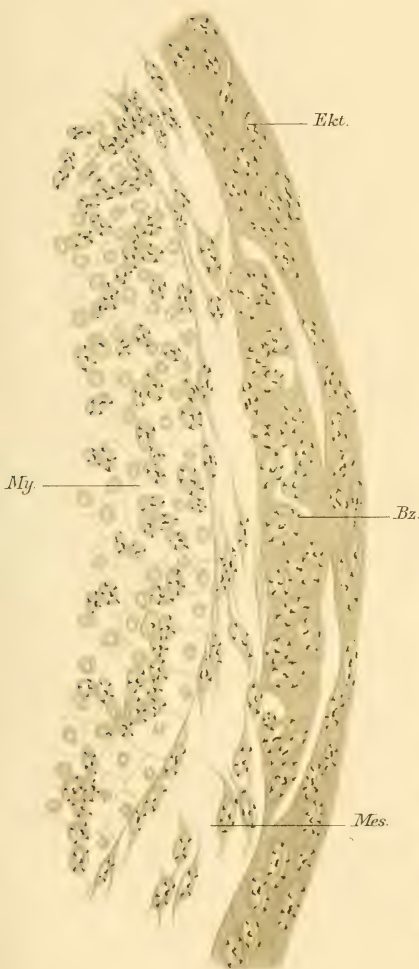
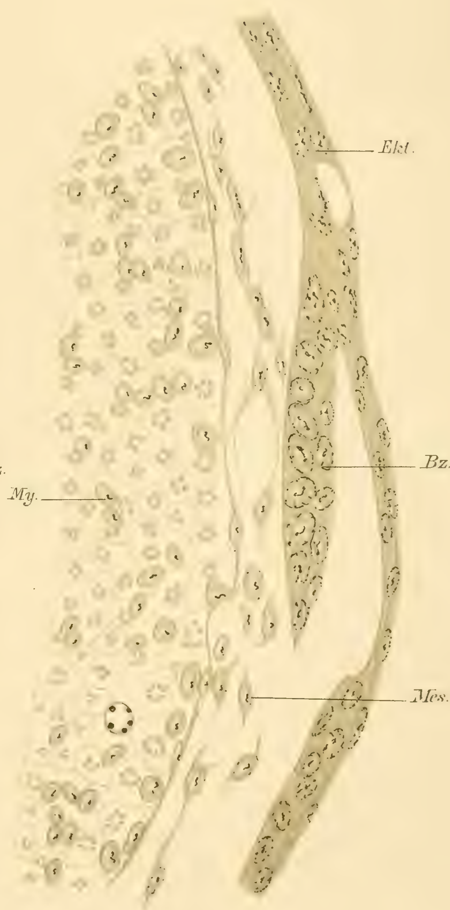
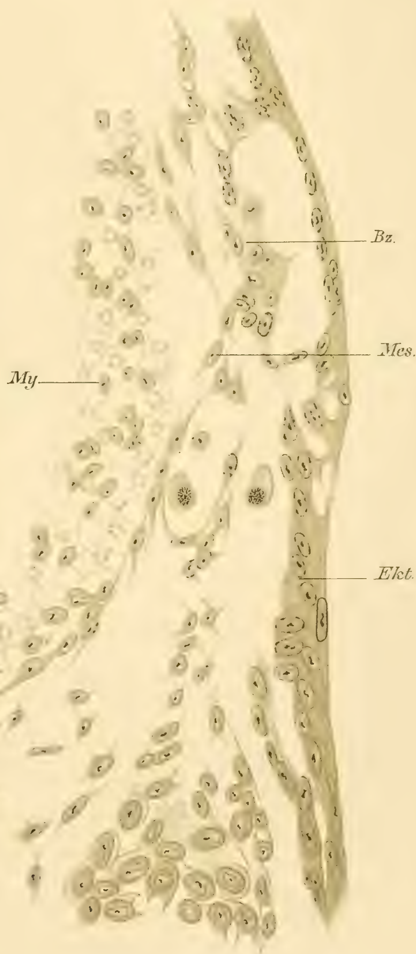


Fig. 14.



Autor del.





Autor del

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

Die beiden ersten Zeichnungen sind Schnitten derselben Serie (Forelle 55 Tage nach der Befruchtung) nachgebildet. Figur 3 entstammt einem Präparat aus der Nähe des kaudalen Endes; Figur 4 einem solchen von der Basis der Flosse. Zur Orientierung dienen uns am besten die Querschnitte der Hornstrahlen. Wir haben es mit einem Stadium zu tun, in welchem die feinen Hornfädchen, der basalen Oberfläche des Ektoderms unmittelbar anliegend, im Querschnitte oval, oft mehr oder weniger dreieckig erscheinen. Nach aussen von den Hornstrahlen liegt die Epidermis, welche in diesem Stadium aus drei Zelllagen zusammengesetzt erscheint. (Figur 3.)

Gut differenzierte Schnitte, die mit der gewöhnlichen Hämatoxylin-Eosin-Methode gefärbt worden sind, lassen einen merkwürdigen Unterschied in der Färbbarkeit der einzelnen Zellschichten erkennen. Die aus mehr oder weniger kubischen Zellen bestehende basale Zelllage ist es, die durch intensivere Färbbarkeit sich auszeichnet. Diese an und für sich ziemlich unwesentliche Erscheinung bildet den ersten Schritt in der Reihe jener Umwandlungen, welche die basale Zelllage der Epidermis im Anschluss an die Bildung der knöchernen Flossenstrahlen erleidet.

Bevor ich zu der Beschreibung der nächsten Stadien schreite, möchte ich an die bereits von Harrison erkannte Tatsache erinnern, dass man an einzelnen Stellen ein und derselben Flossenanlage, je nach der Entfernung von der Basis der Flosse, verschieden alte Stadien der Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen vor sich hat. Und zwar treten uns, je weiter wir kaudalwärts gehen, desto jüngere Stadien der Entwickelung entgegen. Aber auch an ein und demselben Querschnitt kann man verschiedene Phasen der Entwickelung beobachten, indem stets in der Mitte der Anlage der Vorgang bedeutend weiter vorgeschritten ist, als nach den beiden Seiten hin. Ich will hervorheben, dass ich meinen Ausführungen hier nur identische Stellen,

und zwar nur die mittelsten Partien der Flossenanlage zu Grunde gelegt habe.

Wenden wir uns nach diesem kleinen Excurse zur Betrachtung des nächst älteren Entwickelungsstadiums, das ich in Fig. 4 abgebildet habe. Auffallend ist das Auftreten eines Spaltraumes unter jener Zelllage, welche wir im vorigen Stadium als die basale Zellschicht des Ektoderms kennen gelernt haben. Dass es dieselbe Schichte ist, davon können wir uns leicht überzeugen. Da sind zuerst die Hornstrahlen, die immer noch der basalen Fläche anliegend, eine scharfe Begrenzung gegen das Mesenchym bilden. Dann lässt die auffallende intensive Tingierbarkeit keinen Zweifel aufkommen an der Idendität dieser Zellreihe mit der basalen Zellschicht des früheren Stadiums. Verfolgt man sie nach beiden Richtungen hin, so kann man sich von ihrer Zugehörigkeit zur Epidermis leicht überzeugen.

Was nun die Ablösung selbst betrifft, so können wir natürlich nicht dafür einstehen. ob sie in dem Umfange auch in vivo vorhanden war. Dafür spricht, dass wir dieselben stets an sämtlichen Präparaten der gleichen Entwickelungsstufe vorfanden und immer an beiden Seiten symmetrisch ausgebildet. Wie dem aber auch sei, wir halten uns für berechtigt, in der leichten Ablösbarkeit eine neue Etappe jener Umwandlungen zu sehen, welche diese Zellschicht in den nächsten Stadien einschlägt, und zu denen wir uns nun mit erhöhtem Interesse wenden.

Figur 5 zeigt uns die Flossenanlage im Querschnitt bei einem Fischchen, das 10 Tage älter war als das vorhergehende. Die Hornstrahlen sind zu ansehnlichen, im Querschnitt runden Gebilden ausgewachsen, die immer noch unmittelbar der basalen Begrenzung der Epidermis anliegen. Die different gewordene Zelllage ist im innigen Zusammenhange mit der Epidermis, nur stellenweise durch kleine Spalträume von den oberflächlicheren Schichten getrennt. Dieses Stadium bildet den Übergang zum nächstfolgenden, das nun endlich Aufschluss gibt über die Be-

deutung dieser an und für sich unscheinbaren, den allgemeinen Beziehungen nach aber so hochwichtigen Differenzierungen.

In Figur 6 tritt uns die erste Knochenanlage in Form einer schmalen Spange entgegen, die nicht etwa, wie man erwarten sollte, dem Ektoderm aufliegt, sondern zwischen der beschriebenen, different gewordenen Zelllage und der übrigen Epidermis sich anlegt. Während links im Schnitte ein ziemlich breiter Spaltraum vorhanden ist, kann man rechts sehen, wie der Knochen gerade im Begriff ist, sich zwischen Basalschicht und eigentlicher Epidermis anzulegen, wobei der Kontakt noch kaum gelockert erscheint.

Der erste Gedanke, der sich uns aufdrängt, ist, ob diese Zellreihe, welche den Knochen vom Mesenchym trennt, mit der vorhin beschriebenen Zellschicht identifiziert werden kann. Und das erscheint über jeden Zweifel erhaben, wenn man folgendes überlegt. In den vorgehenden Stadien haben wir die Hornfäden unmittelbar der basalen Oberfläche der Epidermis aufliegend gefunden. Die Epidermis selbst war in zwei wohl unterscheidbare Lagen getrennt, in eine eigentliche Epidermis mit Schleimzellen usw. und eine different gewordene basale Zellschicht, deren Bedeutung zunächst nicht zu erkennen war. — In diesem vorgerückteren Stadium sind die Hornstrahlen etwas axialwärts verlagert, ihr folgt nach aussen eine kontinuierliche Lage epithelartiger Zellen, deren äusserer Oberfläche der Knochen aufsitzt. Wenn wir noch hinzusetzen, dass an keinem Präparat unserer lückenlosen Serie von diesen Stadien ein Dazwischenwandern von Mesenchymzellen beobachtet wurde, die für das Abrücken der Hornstrahlen verantwortlich gemacht werden könnten; dass eine zweite Lage von Zellen, welche mit der different gewordenen Zelllage des früheren Stadiums identifiziert werden konnte, im Bereiche der Epidermis fehlt, so bleibt uns nur übrig, die fragliche Zellschicht mit der Basallage des jüngeren Entwickelungsstadiums für identisch zu erklären, und ihr die Fähigkeit zuzuerkennen, Knochen zu bilden.

Verschieben wir das Präparat nach beiden Seiten hin in der Richtung der Ektodermfalten, so wird das epitheliale Gefüge der fraglichen Zellschicht immer ausgeprägter. An Stelle des Knochens ist nur ein homogenes, membranartiges Gebilde zu sehen, und endlich tritt das Bild, wie wir es im vorigen Stadium vor uns hatten, wieder in die Erscheinung. In der von diesem Stadium gegebenen Abbildung (Fig. 6) sehen wir rechts die eigentliche Epidermis und darunter die different gewordene Zellschicht. Es wird wohl niemand zögern, letztere, deren Lagebeziehung zu den Hornstrahlen einerseits und zur übrigen Epidermis andererseits ebenso typisch ist, wie im vorigen Stadium, in beiden Fällen für identisch zu erklären.

Wir wollen nun für kurze Zeit die Betrachtung unserer Serie unterbrechen, um die bisherigen Resultate der Untersuchungen an der Schwanzflosse zu überblicken.

Wir erkannten als erste auffällige Erscheinung die Umwandlung der basalen Zellschicht der Epidermis, die endlich dazu führt, dass zwischen der eigentlichen Epidermis und den von Anfang an ihr anliegenden Hornfäden eine besondere Zelllage sich bemerkbar macht, welche nur an Stellen, wo später der Knochen liegt, durch einen kleinen Spaltraum von dem übrigen Ektoderm getrennt wird. Ich hebe als bemerkenswerte Tatsache hervor, dass sich der Knochen nicht etwa an der basalen Oberfläche der Oberhaut, sondern mitten im Ektoderm, zwischen der ursprünglichen Basalschicht und der eigentlichen Epidermis bildet.

Anfangs ist nur die innere, dem Mesenchym zugekehrte Oberfläche der Strahlen von Knochenbildnern überzogen. Es ergibt sich daraus, dass der Knochen in seinen Anfängen Produkt jener Zellteile ist, welche der freien Oberfläche zugekehrt sind, dass also eine »Polarität« der Zellen im Sinne von Rabl nicht existiert.

Durch den Nachweis der Abstammung der knochenbildenden Zellen vom Ektoderm wird zugleich eine Lücke in der Beobachtungsreihe früherer Untersucher ausgefüllt. Es wurde allgemein angenommen, dass die ursprünglich der Epidermis hart anliegenden Hornfäden im Anschluss an die Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen in die Tiefe verlagert werden. Diese Verlagerung sollte durch sich zwischenschiebende Mesenchymzellen besorgt werden. Harrison sagt z. B.: »Die Zellen, welche zwischen die Hornfäden und die Epidermis, resp. der Basalmembran eindringen, und welche, wie es bald gezeigt werden wird, diejenigen sind, welche die Strahlen bilden, nehmen beträchtlich an Grösse zu, vervielfältigen sich, wie das andere Mesenchymgewebe, durch Karyokinese und schieben sich stufenweise nach dem Flossenrande zu, indem sie die Hornfäden mehr und mehr zum grössten Teile von ihrer Stelle drängen. Da diese Zellen später zum Periost werden, und da sie ihrer Funktion nach mit der Bildung des Flossenstrahlgewebes verbunden sind, können sie von nun an »Osteoblasten« genannt werden«.

Vergleicht man die bei Harrison Tafel XVII, Figur 14 und 17, sowie Tafel XVIII, Figur 27 abgebildeten Skleroblasten mit den von mir gezeichneten, so können wir keinen Moment an ihrer richtigen Wiedergabe zweifeln. Das typische, epithelähnliche Aussehen der Zellen wird dadurch erklärt, dass sie nichts anderes darstellen, als die sich abspaltende basale Zellschicht der Epidermis. Sie sind von Haus aus Epithelzellen und nicht wie Harrison will, Mesenchymzellen, die erst sekundär zu epithelähnlichen Gebilden werden.

Durch die mitgeteilten Befunde ist die Frage der Herkunft der Osteoblasten in der Schwanzflosse bereits gelöst. Es erübrigt noch, die weiteren Umwandlungen der abgelösten Zelllage zu verfolgen, wodurch zugleich ein vermittelnder Standpunkt zu den anderen Anschauungen geschaffen wird.

Schon bei Figur 6 ist ein gewisser Unterschied zwischen

den Zellen, welche der ersten Knochenanlage aufliegen und jenen, welche zwischen die einzelnen Knochenstrahlen zu liegen kommen, bemerkbar. Während die erste Gruppe von Zellen in innigem Kontakt verbleibt, erscheint die andere wie zerklüftet. Noch auffallender ist dieser Vorgang am nächstfolgenden Stadium (Figur 7), bei welchem zugleich das Übergreifen der Osteoblasten auf die äussere Oberfläche der Knochenanlage zu sehen ist. Die zwischen den einzelnen Knochenanlagen liegenden Reste der abgelösten Basalschicht unterscheiden sich nunmehr auf keine Weise von gewöhnlichen Mesenchymzellen.

Wir müssen hier für einen Moment halt machen, um vorliegendes Stadium mit einer Abbildung von Harrison (26. p. 141) zu vergleichen. Es handelt sich zweifellos um identische Stadien mit dem Unterschiede, dass Harrison in Unkenntnis der vorhergegangenen Veränderungen, die nach aussen von der Knochenanlage liegenden Zellen der Epidermis zurechnet. Er lässt die Basalmembran oberhalb dieser Zellen verlaufen und erklärt ihre Ablösung für eine zufällige und den dadurch entstandenen Hohlraum für ein Artefact. Dem gegenüber berufe ich mich auf meine eigenen Beobachtungen, durch welche diese Verhältnisse eine zutreffendere Erklärung finden.

Indem sich nun die Zellen an der inneren Oberfläche der Flossenstrahlen immer weiter vorschieben, werden diese allmählich vollständig von Skleroblasten umhüllt. Dieselben besitzen längliche Form mit ebensolchen Kernen und ihr histologischer Charakter wird in diesem Stadium kaum mehr eine ektodermale Abkunft vermuten lassen. Am längsten bleiben die beiden Knochenspangen an ihren beiden Rändern mit dem Ektoderm in Berührung. (Fig. 8.) Es ist das das Stadium, von welchem Klaatsch sagt, die Knochenstrahlen »hängen gleichsam an epithelialen Stielen in die Bindegewebsmasse hinein«. Seiner Ansicht nach wandern an dieser Stelle die Skleroblasten aus der Epidermis aus, um die Strahlen mit einem Überzug von knochen-

bildenden Zellen ektodermalen Ursprungs zu versehen. Ob in diesem Stadium noch Zellen nach der von Klaatsch angegebenen Art entstehen, muss ich dahingestellt sein lassen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Skleroblasten auf diesem Wege vom Ektoderm her immer neuen Zuschuss bekommen. Der tatsächliche Vorgang bei der Bildung der knöchernen Flossenstrahlen ist allerdings von Klaatsch nicht richtig erfasst worden.

Wir wenden uns zur Betrachtung der Verhältnisse im Rumpfgebiet an der Hand meiner Beobachtungen am Schultergürtel, die uns zugleich, durch die Verschiedenheit der Bilder von denen in der Schwanzflosse, einen Begriff geben sollen von der Mannigfaltigkeit des Vorganges selbst.

Es liegt nicht in meiner Absicht, eine zusammenhängende Darstellung der Histiogenese des gesamten Schultergürtelapparates bei Teleostiern zu geben. Es würde das eine Arbeit für sich sein. Ich will in Folgendem nur jene Punkte hervorheben, welche von unserem Standpunkte aus von besonderer Wichtigkeit sind, wobei ich mich auf der Grundlage bewege, welche durch die Arbeiten von Wiedersheim, Swirski u. a. geschaffen wurde.

Die Erscheinungen, welche hier geschildert werden sollen, spielen sich im Gebiete der späteren Seitenlinie und den angrenzenden Ektodermbezirken ab. Fortgesetzte Untersuchungen führten zur Erkenntnis der interessanten Tatsache, dass hier zu verschiedenen Zeiten und unabhängig von einander Differenzierungen sich abspielen, welche zum Aufbau verschiedener Organteile mit beitragen. Wir müssen im allgemeinen drei Perioden unterscheiden. Die ontogenetisch früheste Bildung ist die, welcher der Nervus lateralis vagi seinen Ursprung verdankt. Die zweite führt zur Ausbildung mächtiger Knochenanlagen, während die dritte mit dem Entstehen der Seitenorgane im Zusammenhange steht. Zwischen den Zeitpunkten, in welchen

die einzelnen Differenzierungen ihren Höhepunkt erreichen, liegen kurze, mehr oder weniger ausgesprochene Ruhepausen, während deren die Ektodermproliferation darniederliegt. Ich bezeichne Präparate aus dieser relativ kurzen Zeitspanne als Interimsstadien.

Obwohl wir uns in Folgendem hauptsächlich mit jenen Erscheinungen beschäftigen wollen, welche mit der Knochenentwicklung im Zusammenhang stehen, können wir nicht umhin, auch den übrigen Differenzierungen, welche sich vor und nach der Skleroblastenauswanderung aus dem Ektodem abspielen, Beachtung zu schenken, schon deshalb nicht, damit wir dem Einwande begegnen, es könnte sich in unserem Falle um eine Verwechselung mit einem der erwähnten Vorgänge handeln.

In die erste Periode fällt die Entwickelung des Ramus lat. vagi, welche bei Forellen ähnlich verläuft, wie es v. Kupffer (48) bei Ammocoetes beschrieben hatte. Von der Stelle aus, wo in früheren Stadien das Vagusganglion mit der Epidermis im Zusammenhange war, bildet sich ein Ektodermwulst, in Form eines nach einwärts vorspringenden Hügels. Dieser Wulst bleibt in seiner weiteren Entwickelung mit dem Vagusganglion in steter Verbindung. Im Verhältnis, in dem die Wulstbildung im Ektoderm in der Seitenlinie (und nicht wie bei Ammocoetes in der Höhe des dorsalen Randes der Myotome), kaudalwärts fortschreitet, isoliert sich der weiter rostral gelegene Teil von der Epidermis. In diesem von Anfang an zusammenhängenden Strang treten später die ersten Nervenfibrillen auf.

In der Höhe des späteren Schultergürtels ist der Ektodermwulst am mächtigsten entwickelt zu einer Zeit, in der die erste Spur der Brustflosse in Form jener leichten Erhebung des Ektoderms eben bemerkbar wird, die eine lokale Verdickung der darunter liegenden Somatopleura verursacht. Ich kann mit Rücksicht auf die ohnehin recht zahlreichen Figuren keine Ab-

bildung von diesem Stadium geben, und bin daher gezwungen, mich mit einer genauen Schilderung der Verhältnisse zu begnügen.

Diese Ektodermverdickung, welche im Querschnitt an die solide Linsenanlage der Knochenfische in vielen Beziehungen erinnert, erreicht eine sehr beträchtliche Grösse. Sie liegt in der Höhe der späteren Seitenlinie zwischen Ektoderm und Ursegmenten.

Das Vorhandensein dieses ansehnlichen Zellstranges im Gebiete des späteren Schultergürtels ist von beschränkter Zeitdauer. Bei einem etwa 25 Tage alten Forellenembryo ist er nicht mehr vorhanden, wir finden an seiner Stelle, aber vollständig getrennt vom Ektoderm, den fibrillären Ramus lateralis vagi. Verfolgen wir die Serie weiter kaudalwärts, so gelingt es ohne Schwierigkeiten, eine Stelle im Rumpfgebiete ausfindig zu machen, wo jetzt gerade der im vorigen Stadium bei der Brustflosse beschriebene Ektodermwulst ausgebildet ist. Dieser Epidermiswulst ist durch Vermittelung des schon fibrillär gewordenen Teiles im späteren Schultergürtelgebiet mit dem Vagusganglion in ununterbrochenem Zusammenhang.

Betrachten wir in diesem Stadium die Gegend der Brustflosse etwas genauer, so finden wir die innere Oberfläche der Epidermis ziemlich glatt verlaufend. In der Einschnürung der Ursegmente, von der Oberhaut durch vereinzelte lockere Zellen getrennt, sehen wir den Ramus lateralis vagi. Gegen den Basalteil der Flosse zu liegen die Zellen immer dichter beisammen und stehen hier in unmittelbarem Zusammenhang mit jener indifferenten Zellmasse, welche in diesem Stadium die Ektodermfalte der Flosse vollständig ausfüllt. Ich bezeichnete schon vorher den Zeitraum, während welcher sich die Epidermis an dieser Stelle von ihrer Betätigung am Aufbau des Ramus lateralis auszuruhen scheint, als Interimsstadium.

Diese Ruhepause ist von keiner langen Dauer. Es macht sich alsbald eine neue Proliferation im Ektoderm bemerkbar und diese ist es, welche nicht unbedeutenden Knochenanlagen am Schultergürtel als Ursprungsquelle dient.

Figur 9 zeigt uns einen Teil des Querschnittes durch den Schultergürtel einer Forelle 45 Tage nach der Befruchtung. Die Brustflosse ist zu ansehnlicher Höhe emporgewachsen. Die innerhalb der Ektodermfalten liegenden Zellen zeigen schon einen wesentlichen Fortschritt in der Differenzierung. Namentlich die mittleren Gebiete sind es, die im Basalteil der Flosse schon eine deutliche Knorpelanlage erkennen lassen, die wir als Jungknorpel bezeichnen dürfen. Innerhalb dieser Zellgruppe ist das erste Auftreten hyaliner Zwischensubstanz bemerkbar.

Der Ramus lateralis vagi ist in diesem Stadium in beträchtlicher Entfernung von der Epidermis in die Tiefe verlagert. Er befindet sich an der Einschnürungsstelle der Rumpfmuskulatur, welche es ermöglicht, zwischen dorsalem und ventralem Abschnitt zu unterscheiden.

Zwischen Nervenstrang und Epidermis ist ausser reichlichem Bindegewebe auch ein Blutgefäss eingeschaltet, dass sich trennend zwischen die knorpelige Anlage des Schultergürtels und Vagusast vorschiebt.

Unmittelbar über dieser Stelle befindet sich im Ektoderm eine neuerliche Zellwucherung. Dieselbe macht fast den Eindruck eines riesenhaften Seitenorgans mit dem Unterschiede, dass sie nur an der dorsalen Seite mit dem Ektoderm zusammenhängt, nach ventralwärts hingegen unmittelbar ins Mesenchym übergeht. An dieser Stelle fehlt eine jegliche Begrenzung und da kann man deutlich sehen, wie sich Zelle für Zelle aus dem epithelialen Gefüge loslöst und sich dem darunterliegenden Mesenchym zugesellt.

Die Ektodermwucherung ist in einer grossen Anzahl von Schnitten vorhanden und erhält sich mit geringer Veränderung

geraume Zeit lang. Es kommt auf diese Weise allmählich zur Ansammlung eines ansehnlichen Skleroblastenlagers, in welchem sich die mächtigen Deckknochen des Schultergürtelapparates bilden.

Form und Aussehen der Ektodermproliferation ist äusserst abwechslungsreich. Man findet sie an verschiedenen Serien, sogar an beiden Seiten derselben Serie, höchst selten gleichmäfsig ausgebildet.

Nur insofern zeigt die Wucherung im weiteren Verlauf typisches Verhalten, als sie ihren ursprünglichen soliden Charakter allmählich verliert, wobei die Zellen oft noch im Verbande der Epidermis vollständig zu Mesenchymzellen geworden sind. Man bekommt zuweilen Bilder, bei denen es den Anschein hat, als wären die Zellen gerade im Begriffe, von ihrer Ursprungsstelle im Ektoderm nach allen Seiten hin in die Cutis auszuschwärmen.

Ich muss darauf verzichten, eine Anzahl dieser Präparate wiederzugeben, und mache nur auf Figur 10 aufmerksam. Es wird ein leichtes sein, nach Kenntnisnahme der soeben beschriebenen Abbildung uns auch hier zurechtzufinden. Die Flosse selbst ist nicht mitgezeichnet; hingegen sehen wir das vorhin erwähnte Blutgefäss, dessen dorsaler Seite der Nervus lateralis vagi aufliegt. Nach aussen von diesem Blutgefäss liegt eine Skleroblastenanhäufung. Das Ektoderm selbst zeigt eine ganz wunderbare Konfiguration. Unmittelbar oberhalb der Seitenlinie ist es in mächtiger Auflösung begriffen. Einzelne Zellen, aber auch ganze Lamellen, werden da abgestossen, die allem Anscheine nach rasch durch Verschiebung der Zellen aus umliegenden Partien der Epidermis ersetzt werden. Mit Gr. bezeichnet ist eine Gruppe, welche ihren epithelialen Charakter ziemlich bewahrt hat und sich von einer anderen Zellgruppe, welche von allen Seiten gelockert, aber noch vollständig im Bereiche des Ektoderms sich befindet, durch nichts unterscheidet. Nicht unbeachtet dürfen wir die Degenerationsfiguren lassen, welche in

diesem Falle, wie an vielen anderen Stellen, als Begleiterscheinungen einer Ektodermproliferation zugegen sind. Ich habe auf ihre Bedeutung oben, bei der allgemeinen Besprechung ektodermaler Zelldifferenzierungen, hingewiesen und will hier nur nochmals hervorheben, dass wir in ihnen einen willkommenen Beweis für den tatsächlichen vitalen Charakter dieser Vorgänge zu sehen haben.

Betrachten wir die Verhältnisse bei einer ausgeschlüpften Forelle (Fig. 11), so sehen wir, dass die Proliferation von seiten des Ektoderms noch keineswegs beendet ist. Entsprechend dem Grössenwachstum des ganzen Fischchens, hat auch die Ektodermpartie, welche an den Veränderungen teilnimmt, an Ausdehnung zugenommen. Im allgemeinen ist eine Verschiebung der ganzen Proliferationszone nach dorsalwärts zu verzeichnen. Hierin mag man eine Vermittelung sehen zu jenen Vorgängen, welche alsbald im Anschluss an die eben beschriebenen in der Höhe der dorsalen Kanten der Myotome in Erscheinung treten wird.

Die sich ablösenden Zellen bilden, insofern sie noch mit dem Ektoderm zusammenhängen, eine dünne Lamelle, welche eine Art unregelmässige Segmentierung aufweist, und ventralwärts kontinuierlich in ein grosses Skleroblastenlager übergeht. Dieser Uebergang geschieht dadurch, dass die Zellen noch im Bereiche der Epidermis sich lockern, längliche Form annehmen, Fortsätze bekommen und sich schliesslich in nichts mehr von gewöhnlichen Mesenchymzellen unterscheiden. Je näher zum freien Ende der Ektodermlamelle, desto ausgesprochener sind diese Veränderungen.

Im Scleroblastenlager ist die Verknöcherung schon ziemlich vorgeschritten, und es gelingt mit Leichtigkeit, die Identität jener Knochenanlage, welche hauptsächlich ektodermalem Material ihr Zustandekommen verdankt, festzustellen.

Durchmustert man die Serie nach beiden Richtungen, so zeigt es sich, dass die schmale Knochenspange von obenher,

und ziemlich weit nach vorne reichend, sich dem primären Schultergürtel unmittelbar anlegt. Es handelt sich unzweifelhaft um den von Gegenbaur als Cleithrum bezeichneten Deckknochen. Durch Vergleichung mit den topographischen Verhältnissen bei älteren Stadien und dem Skelett des Erwachsenen, können wir uns von der Richtigkeit dieser Annahme überzeugen.

Bei der 90 Tage alten Forelle (Fig. 12) ist an keinem einzigen Schnitt der lückenlosen Serie mehr ein Austritt aus dem Bereiche der Epidermis festzustellen. Die Epidermis ist durch eine deutliche, scharfe Basalmembran begrenzt. Seitenorgane sind in grosser Anzahl vorhanden. Ihr Auftreten vollzieht sich mit geringer Ausnahme ohne besondere Umstände.

Die Entwickelung des Cleithrum hat bedeutende Fortschritte gemacht und die eigentliche primäre oder knorpelige Schultergürtelanlage in der Entwickelung weit überflügelt.

Im Anschluss an die Entwickelung des Cleithrum, möchte ich das Entstehen eines anderen typischen Deckknochens des Schultergürtelkomplexes schildern. Meine Beobachtungen beziehen sich auf jenen weiter dorsal und apical gelegenen Deckknochen, der sich unmittelbar an das Cleithrum anschliesst und den man neuerdings gewöhnlich im Anschluss an Gegenbaur als Supracleithrum bezeichnet.

Die Vorgänge, die zur Entwickelung dieses Knochens führen, sind zu der Zeit, mit welcher ich die vorhergegangenen Mitteilungen abgebrochen habe, schon vorüber, wir müssen daher auf etwas frühere Stadien zurückgreifen.

Ich finde die erste Veränderung, welche mit der Entwickelung des Supracleithrum im Zusammenhang steht, bei einer Forelle am 70. Tage nach der Befruchtung. Um diese Zeit ist die Verknöcherung im Cleithrum selbst schon ziemlich weit vorgeschritten, ohne dass die stetige Zufuhr von neuem Scleroblastenmaterial vom Ektoderm aus abgeschlossen wäre.

In diesem Stadium wird eine neue, sehr ausgedehnte und höchst auffallende Differenzierung in der Höhe des dorsalen Abschnittes des angrenzenden Myotoms bemerkbar. Sie ist beiderseits symmetrisch ausgebildet, und besteht darin, dass der basale Teil der Epidermis gegen die oberflächliche Schicht sich scharf abgrenzt und durch Ausbildung eines engen Spaltraumes endlich von derselben getrennt erscheint (Figur 13); nur an den beiden äussersten Enden ist ein Zusammenhang mit der übrigen Epidermis noch vorhanden, wobei aber gleichzeitig schon eine Lockerung zwischen den Elementen der Ektodermlamelle eingetreten ist.

Die weiteren Umwandlungen der Ektodermlamelle vollziehen sich in rascher Aufeinanderfolge.

Am nächstfolgenden Tage ist ihr Zusammenhang mit der Epidermis an der ventralen Seite gelöst. In diesem Stadium (Figur 14) macht es den Eindruck, als hinge die ganze Anlage, im Querschnitt wie ein Zapfen, ins Cutisgewebe des schmalen Zwischenraumes, zwischen Epidermis und Muskelplatte hinein. Dorsalwärts ist die Ektodermlamelle noch in breitem Zusammenhange mit der Epidermis. Hier scheint immer wieder neues Material geliefert zu werden, derart, dass die Zellen der basalen Schicht der angrenzenden Epidermis durch den breiten Stiel in die losgelöste Lamelle vorgeschoben werden.

Verfolgt man die Serie weiter kaudalwärts, so kann schon in diesem Stadium die Auflösung der Lamelle in Mesenchymzellen beobachtet werden. Figur 15 veranschaulicht treffend diese Verhältnisse. Im unteren Teil der Zeichnung ist noch ein kleiner, peripherischer Abschnitt der Cleithrumanlage mit aufgenommen. Wir sehen, dass auch an dieser Stelle die Zellproliferation vom Ektoderm aus noch nicht aufgehört hat. — Weiter oben befindet sich die ektodermale Anlage des Supracleithrums, deren Zellen gerade im Begriffe sind, sich zu Mesenchymzellen bezw. Osteoblasten umzuwandeln. Man wäre leicht

geneigt, ohne Kenntnis der sich hier vollzogenen Umwandlungen schon in diesem Stadium den ganzen Zellenkomplex für mesenchymatös zu erklären und eine jede Beziehung zum Ektoderm zu leugnen. Verschiebt man aber die Serie vorsichtig, so kann man sich, schon einige Schnitte weiter rostralwärts von ihrem Zusammenhang mit der vorhin beschriebenen und in Figur 14 abgebildeten ektodermalen Lamelle überzeugen.

Die weiteren Veränderungen vollziehen sich in ebenso raschem Tempo.

Schon bei der 85 Tage alten Forelle ist die durch stetige Zellproliferation und Zellabgabe beträchtlich verdünnte Epidermis wieder zu ansehnlicher Breite angewachsen. Unmittelbar darunter befindet sich das Osteoblastenlager des Supracleithrums mit beginnender Verknöcherung (Figur 16). Selbst zu dieser Zeit scheint Einzelaustritt von Skleroblasten noch stattzufinden, derart, dass sich das Gefüge einzelner Zellen der basalen Schichte lockert. Sie werden stellenweise nur noch durch die Basalmembran im Bereiche der Epidermis zurückgehalten; alsbald öffnet sich auch diese an einer kleinen, umschriebenen Stelle und gewährt den Zellen so Zutritt zum darunterliegenden Mesenchym. Das Ektoderm zeigt an der Stelle für kurze Zeit eine leichte Delle, doch wird diese bald ausgeglichen durch andere Zellen der Basalschicht, welche sich zur Deckung der Verluste aus der nächsten Umgebung vorschieben. Ebenso flink vollzieht sich die Neubildung der Basalmembran, sodass schon nach allerkürzester Zeit kein einziges Zeichen mehr den vollzogenen Zellaustritt andeutet.

Wesentlich schwerer verständlich sind die Verhältnisse im Kopfgebiet, weil wir hier nicht mehr in der Lage sind, den Beweis für die Zugehörigkeit der ektodermalen Zelldifferenzierungen zu einer bestimmten Knochenanlage mit jener unwiderlegbaren Klarheit zu liefern, wie im Schwanzteil oder am Schultergürtel. Die Erklärung hierfür wird dadurch gegeben, dass im

Kopfgebiet, zwischen dem Austritt der Skleroblasten aus der Epidermis und der Ausbildung der dazugehörigen Knochenanlagen eine längere Zeitspanne liegt. Es ist dem Skleroblastenmaterial auf diese Weise die Möglichkeit gegeben, sich von ihrem Ursprungsgebiet mehr und mehr zu entfernen, und später, wenn sich dann der Knochen zu bilden anfängt, deutet kaum mehr etwas auf die Abstammung dieser Zellen hin. Hier scheitert der Versuch eines genetischen Nachweises an dem Unvermögen in späteren Stadien zwischen Mesenchymzellen verschiedenen Ursprungs zu unterscheiden.

Anderseits sind die Zelldifferenzierungen, welche mit Knochenbildung im Zusammenhang stehen, gerade im Kopfgebiet sehr ausgedehnte.

Man findet sowohl Einzelaustritt, als auch eine Abspaltung grösserer Lamellen, welche sich nach den allgemeinen Regeln vollzieht, die ich weiter oben, am Eingange meiner eigenen Beobachtungen mitgeteilt habe. Einzelaustritt kommt an sehr vielen Orten vor. Als eine Stelle, wo ein solcher in grossem Mafsstabe und während einer relativ langen Zeitdauer anzutreffen ist, kann die Ektodermfalte im dorsalen Umfange des embryonalen Auges bezeichnet werden, offenbar im Anschluss an die Entwickelung der Deckknochen der Orbita.

Mächtige Lamellen bilden sich in der Gegend des späteren Parietale. Figur 20 zeigt eine solche Lamelle noch im Bereiche des Ektoderm. Die Zellen haben schon vollständig den Charakter von Mesenchymzellen angenommen und stehen nur durch einzelne zarte Fortsätze noch mit den höheren Zelllagen der Epidermis in Verbindung. Dadurch gewinnt man vollständig den Eindruck einer aus Mesenchymzellen bestehenden Zellkette mit dem Unterschiede, dass sie nach beiden Seiten hin mit der Epidermis kontinuierlich zusammenhängt. Setzt man hinzu, dass sich dieser Zusammenhang im nächsten Stadium löst, wobei die Differenzierung an einer anderen Stelle der Nachbarschaft von

Fig. 17



Fig. 18.

Ekt.
Bz.
Deg.
Kn.
So.
Lab.
Mes.

Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.



Bz.

Fig. 19.

Ekt.

Kn.

So.

Lab.

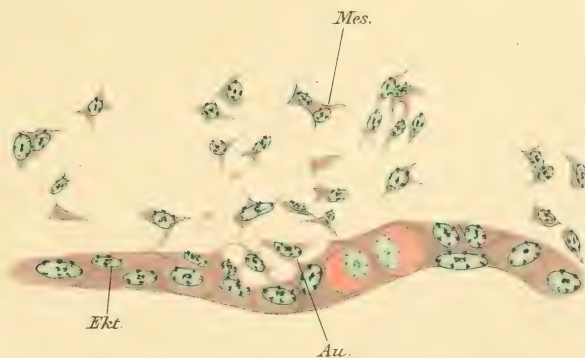
Mes.

Autor del.

Fig. 21.



Fig. 22.



Autor del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

neuem einsetzt, so hat man das ganze Bild der Entstehung des sog. häutigen Schädeldaches vor sich, in welchem später die Verknöcherungen auftreten.

Wir haben oben gesehen, dass Klaatsch in einer zweiten Abhandlung die Sinnesorgane der Seitenlinie für die Lieferung eines grossen Teiles der Skleroblasten verantwortlich gemacht hat. Ich habe nicht die Absicht, ihm auf dieses Gebiet zu folgen, schon aus dem Grunde, weil es sich auch bei diesen seinen Beobachtungen um das Verschwinden der basalen Begrenzung und dadurch bedingten Zellaustritt handelt, also um Vorgänge, bei deren Deutung dem subjektiven Urteil freier Spielraum gegeben ist.

Ich kann aber nicht umhin, auf Vorgänge bei der Bildung eines bestimmten Seitenorganes etwas näher einzugehen, da sie von denen bei der gewöhnlichen Entwickelungsweise der Seitenorgane an anderen Stellen der Embryonalanlage wesentlich abweichen, und auch von unserem Standpunkte aus nicht ohne Bedeutung sind.

Die Stelle, an der sich diese Vorgänge abspielen, liegt im dorsalen Teile des Hinterkopfes, in der Nähe des kaudalen Endes der Labyrinthanlage. Die erste Phase der Entwickelung besteht in einer ausgedehnten Ablösung der basalen Zelllage der Epidermis. (Figur 17.) Im Spaltraum, zwischen der different gewordenen Zelllage und der oberflächlichen Epidermisschichte sind vereinzelte Interzellularbrücken sichtbar. Die uns von anderen Stellen wohlbekannten Degenerationsfiguren sind auch hier vorhanden.

Im nächsten Stadium (Figur 18) ist das Gefüge der Zellen in der sich ablösenden Lamelle wesentlich gelockert, bis auf einen umschriebenen Bezirk im ventralen Teil der Anlage, wo eine Anzahl von Zellen eng beisammen liegen. Diese Gruppe erweckt an anderen Schnitten der Serie den Eindruck der ersten Anlage

eines Seitenorgans. Die nunmehr zur basalen Lage der oberflächlichen Epidermis gewordene Zelllage weist stellenweise mitotische Kernteilungsfiguren auf.

Figur 19 zeigt uns die Verhältnisse in einem wesentlich weiter vorgeschrittenen Stadium. Der ventrale Abschnitt hat sich zu einem richtigen Seitenorgane herausgebildet, den bedeckenden Epidermisbelag jedoch noch nicht durchbrochen. Diese Sinnesknospe besitzt nach beiden Richtungen hin Fortsätze, welche sich unter der Basalschicht der Epidermis ausbreiten. In dem dorsalwärts gerichteten Fortsatze erkennen wir ohne Schwierigkeiten den dorsalen Abschnitt der Ektodermlamelle der vorhergehenden Entwickelungsstufe. Der Zusammenhang mit der Epidermis ist vollständig gelöst, an dieser Stelle besteht ein Zusammenhang und kontinuierlicher Uebergang ins benachbarte Mesenchym.

Die ganze Anlage erinnert in diesem Stadium an die Sinnesknospe mit seitlichem Fortsatz« von Klaatsch (34). Ich kann aber nicht sicher behaupten, ob beide Bildungen miteinander identisch sind, da sich bei Klaatsch keine Angaben über die ersten Phasen der Entwickelung vorfinden, welche für die Entscheidung dieser Fragen allein mafsgebend sein können.

Durch die Erkenntnis der teilweise ektodermalen Abstammung der Osteoblasten wird mit einem Schläge auch das verschiedene histologische Aussehen der knochenbildenden Zellen, für gewisse Stellen wenigstens, verständlich. Es ist bekannt, dass diese Zellen die verschiedensten Formen haben können. Man findet unter ihnen längliche, oft spindelförmige Zellen, mit ebensolchen Kernen. Als anderes Extrem können jene grossen, epithelzellenähnlichen Gebilde gelten, welche gerne als mehr »embryonale« Formen bezeichnet werden. Zwischen den beiden Formen gibt es natürlich alle möglichen Übergangsbilder.

Auf Grund der mitgeteilten Befunde können wir für bestimmte Anlagen ganz einwandsfrei beweisen, dass die ursprüng-

liche Form die epithelähnliche war. Die Anlage ist ja anfangs stellenweise nichts anderes, als ein Stück einer losgelösten Epithellage. Als anschauliches Beispiel für die Umwandlung, welche das abgelöste Epithel im Anschluss an die Knochenentwickelung erleidet, können wir die Vorgänge bei der Bildung der knöchernen Flossenstrahlen betrachten, bei denen die Transformierung der basalen Epidermisschicht zu typischen, länglichen Osteoblasten Schritt für Schritt verfolgt werden kann (Tafel II—IV, Figur 3—8).

Diese Anschauung steht mit der bisherigen Annahme insoweit im Gegensatz, als nach dieser die Osteoblasten in die Elemente des umliegenden Bindegewebes ohne Grenze vermittelst Zwischenformen übergehen, gegen das Epithel aber stets scharf abgesetzt sein sollen. Wie wir sehen, kommt bei beiden Ansichten die Hauptbeweiskraft den Zwischenformen zu. Während aber für den allmählichen Uebergang der ursprünglichen epithelähnlichen Zellen in mehr langgestreckte, tatsächliche Beweise vorhanden sind, fehlt der anderen Annahme eine jegliche objektive Grundlage. Da ausserdem entsprechend der Ausbildung von Knochensubstanz allerorts die spindelige Zellform in den Vordergrund tritt, so müsste, falls wir uns auf den Standpunkt stellen, diese Zellen entstammen dem Mesenchym, angenommen werden, dass sie zuerst zu grossen, epithelähnlichen Gebilden sich aufblähen, um später wieder den ursprünglichen Mesenchymzellencharakter anzunehmen. Eine solche Ansicht kann, obzwar sie von Haus aus mehr gezwungen erscheint, nicht ohne weiteres abgewiesen werden. In dem Momente aber, wo wir für die andere Ansicht im Besitze tatsächlichen Beweismaterials sind, muss ihre Gültigkeit zum mindesten sehr eingeschränkt erscheinen. Ich halte es aber auch für wohl möglich, dass es einmal gelingen wird, für sämtliche Stellen, wo solche epithelähnliche Osteoblasten vorkommen, den genetischen Nachweis zu erbringen für die Abstammung des betreffenden Osteoblastenlagers aus der Epidermis.

Als einen Hauptgrund, dass wir nicht für sämtliche Stellen im Besitz einer lückenlosen Entwickelungsserie sind, vom ersten Auftritt einer Differenzierung im Bereiche des Ektoderms bis zur definitiven Ausgestaltung ihrer Derivate, bezeichneten wir das Unvermögen, in späteren Stadien zwischen Mesenchymzellen verschiedenen Ursprungs zu unterscheiden.

Solange wir aber nicht imstande sind nachzuweisen, dass die in späteren Stadien sich ablösenden Ektodermzellen auch ihre besondere organogenetische Bestimmung haben, beispielsweise sämtlich sich zu Knochengewebe umwandeln, müssen wir uns damit bescheiden, anzunehmen, dass sie an der betreffenden Stelle einfach den Mesenchymzellen sich beimengen, und zu ihrer Verstärkung dienen. Ich erinnere in der Beziehung an die Verhältnisse bei der Bildung des Schädeldaches, wo von anfang an ein Unterschied zwischen den Mesenchymzellen verschiedenen Ursprungs nicht durchführbar ist.

Ich glaube aber, dass wir auch in anderen Beziehungen gezwungen sein werden zuzugeben, dass die Verhältnisse nicht ganz so einfach liegen, als allgemein angenommen wird. Halten wir uns genau an das vorhandene Tatsachenmaterial, so können wir vorläufig nur für wenige Knochenanlagen einen wirklichen Beweis für die ektodermale Abstammung erbringen, und zwar sind es nur ganz bestimmte Hautverknöcherungen, für welche dies bisher gelungen ist. Wenn ich andererseits auch ausdrücklich hervorhebe, dass es meiner Ansicht nach sicher gelingen wird, auf ganz ähnliche Weise das Entstehen noch anderer Knochenanlagen aus der Epidermis nachzuweisen, so ist doch für die tiefer gelegenen Verknöcherungen, besonders die, welche mit dem Axenskelett zusammenhängen, ein solcher Nachweis nicht ohne weiteres zu erwarten.

Ich erkläre das ausdrücklich, im Gegensatz zu Klaatsch, der immer noch auf der Lehre der Spezifität fussend, nachdem er den Beweis von der Abstammung der Skleroblasten aus dem

Ektoderm erbracht zu haben glaubte, ausdrücklich hervorhob: »So wenig aber das Knochengewebe aus dem Bindegewebe hervorgeht, so wenig ist auch die Annahme berechtigt, dass Bindegewebszellen zu Skleroblasten werden können«.

Mein vorhergehender Ausspruch gründet sich darauf, dass die durch meine Untersuchungen nachgewiesenen Veränderungen im Bereiche des Ektoderms und die damit verbundene Zellauswanderung in keinerlei Verhältnis stehen zu den ausgebreiteten Verknöchernngen in der Tiefe der Embryonalanlage. Was diese anbetrifft, müssen wir wenigstens vorläufig an der älteren Anschauung ihres Entstehens aus Bindegewebszellen des Sklerotoms noch festhalten.

Für die Untersuchung der Entwickelung und die vergleichende Anatomie der einzelnen Knochenanlagen geht daraus hervor, dass mit der alten Anschauung gebrochen werden muss, und wir der Aufgabe gegenüber stehen, von Fall zu Fall die wirkliche Ursprungsstätte eines jeden Knochens einzeln ausfindig zu machen.

Es würde mich freuen, durch vorliegende Arbeit dieser Richtung neue Wege gewiesen zu haben.

Zusammenfassung.

1. Im Bereiche des Ektoderms finden zu einer relativ späten Epoche der Entwickelung ausgedehnte Differenzierungen statt. Diese Differenzierungen führen zum Einzelaustritt von Zellen und nebst diesem unter Umständen zur Ablösung der vorher different gewordenen basalen Zellschicht der Epidermis in grösserem Umfange.
2. An gewissen Stellen kann man die Teilnahme so abgelöster Zellkomplexe am Aufbau von Knochenanlagen einwandsfrei nachweisen. Die knöchernen Flossenstrahlen, Cleithrum und Supracleithrale sind ektodermalen Ursprungs.

3. An anderen Stellen vermischen sich die losgelösten Zellen bald mit dem darunterliegenden Mesenchym, so dass es in späteren Stadien nicht mehr gelingt, die Zellen verschiedenen Ursprungs voneinander zu unterscheiden.
4. Da wir in späteren Stadien zwischen Mesenchymzellen verschiedenen Ursprungs nicht unterscheiden können, so folgt daraus, dass wir das »Mesenchym« nur noch als histologischen Begriff auffassen, und die aus ihm hervorgehenden Organteile nur dann als »spezifisches« Derivat eines der drei Keimblätter erklären dürfen, wenn uns die Zurückführung auf dieselben im gegebenen Falle tatsächlich gelungen ist.
5. Wir verstehen unter Mesenchym die Gesammtheit der Zellen, welche zu verschiedenen Zeiten, an verschiedenen Stellen aus dem festen Verbande der Keimblätter ausgeschieden sind, so lange sie noch nicht den Anschluss an irgend ein Organ gefunden, und dort spezifische Form angenommen haben. Die Produktion von Mesenchym ist nicht auf das mittlere Keimblatt beschränkt. Was aus einer speziellen Mesenchymzelle im Laufe der weiteren Entwickelung wird, ist vielfach nicht zu entscheiden.

Freiburg i. B., den 1. August 1906.

Literatur-Verzeichnis.

1. Bard. La Spécificité cellulaire et l'histogénèse chez l'embryon. — Archives de Physiol. norm. et path. 3. Sér. T. 7. p. 406.

1a. Billroth. Über die Epithelialzellen der Froschhaut, sowie über den Bau der Cylinder- und Flimmerepithelien und ihr Verhältnis zum Bindegewebe. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 160. 1858.

2. Bobretzky. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden (russisch). Nachrichten der kais. Gesellschaft der Universität Moskau. Bd. XXIV.

3. J. Boeke. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostier. II. Die Segmentation des Kopfmesoderms, die Genese der Kopfhöhlen, das Mesectoderm der Ganglienleisten und die Entwicklung der Hypophyse bei den Muraenoiden. — Petrus Camper II. Bd. 4.

4. E. R. Boyer. The Mesoderm in Teleosts especially its share in the formation of the pectoral fin. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIII. No. 2. Apr. 1892.

5. Brauer. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. IV. Die Entwicklung der beiden Trigeminusganglien. Zoolog. Jahrb. Suppl. B. VII. 1904. (Festschr. z. 70. Geburtstag von August Weismann).

6. Buchs, G. Über den Ursprung des Kopfskeletts bei Necturus. Morph. Jahrb. 29. Bd. 1902, pag. 582—613.

7. Burckhardt, R. Die Entwicklungsgeschichte der Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle der Wirbeltiere. Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Lieferung 6—8. Jena 1902.

8. Collin, R. Premiers stades du développement du muscle sphincter de l'iris chez les oiseaux. C. R. Soc. biol., T. 55. p. 1055—1056.

9. — Recherches sur le développement du muscle sphincter de l'iris chez les oiseaux. Bibliogr. anat. T. 12. p. 183—196.

10. Corning. Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. 27, 1899.

11. Dohrn. Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XXII. Weitere Beiträge zur Beurteilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. Mitteil. aus d. zoolog. Station zu Neapel. Bd. XV. H. 4. 1902.

12. E. Ducret. Contributions à l'étude du développement des membres pairs et impairs des poissons Téleostéens, type Trutte lacustris. Dissert. Lausanne. Octobre 1894

13. Froriep, A. Entwicklungsgeschichte des Kopfes in Merkel und Bonnet. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. III. B. 1893, p. 391.

14. Gegenbaur, C. Über die Bildung des Knochengewebes. Erste Mitteilung. Jenaische Zeitschrift Bd. I. 1864.

15. — Über die Bildung des Knochengewebes. Zweite Mitteilung. Ebenda. Bd. III. 1867.

16. — Über primäre und sekundäre Knochenbildung, mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialcranium. Ebenda. Bd. III. 1867.

17. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Leipzig. 1898, p. 155–156.

18. Goronowitsch, N. Die axiale und die laterale (A. Götte) Kopfmetamerie des Vogelembryonen. Die Rolle der sog. „Ganglienleisten" im Aufbau der Nervenstämme. Anat. Anz., Bd. VII, 1892, Nr. 15, p. 454–463.

19. — Untersuchungen über die Entwicklung der sog. „Ganglienleisten" im Kopfe der Vogelembryonen. 4 Taf., Morph. Jahrb., Bd. 20, p. 187–259.

20. — Weiteres über die ektodermale Entstehung von Skelettanlagen im Kopfe der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XX., H. 3, p. 425–428. 1893.

21. — Erwiderung gegen Prof. C. Rabl. Anat. Anzeiger, Bd. X. p. 419.

22. Götte. Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wissensch. Zool, B. LXIX. 1901.

23. Grynfeltt. Le muscle dilatateur de la pupille chez les mammiferes. Montpellier 1899.

24. Harrison, R. G. Über die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.

25. — The development of the Fins of Teleosts. (John Hopkins University Circulars, Vol. XIII. No. 3, Baltimore, Apr. 1894.)

26. — Ectodermal or Mesodermal origin of the Bones of Teleosts? Anat. Anzeiger, Bd. X. p. 138. 1894.

27. Heerfordt, C. F. Studien über den Musculus dilatator pupillae, samt Angabe von gemeinschaftlichen Kennzeichen einiger Fälle epithelialer Muskulatur. Anatomische Hefte. Bd. XIV. H. 46. S. 487. 1900.

28. Hertwig, O. u. R. Jenaische Zeitschrift f. Medizin u. Naturwissenschaft. XIII. u. XIV. Bd. 1879—1880.

29. Hertwig, O. Die Lehre von den Keimblättern. Geschichte der Blättertheorie und einige einleitende Betrachtungen. Handbuch der vergl. und exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. G. Fischer. Jena 1903. 12.—13. Lief.

30. Kastschenko, N. Die Entwicklungsgeschichte des Selachier-Embryos Anat. Anz. Bd. III.

30a. Keibel, F. Entwicklungsgeschichte des Auges. Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde. XLIV. Jahrg. Juli 1906. (Wird demnächst erscheinen.)

31. Klaatsch, H. Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVI. 1890.

32. — Über die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.

33. — Zur Kenntnis der Beteiligung des Ektoderms am Aufbau innerer Skelettbildungen. Ergänzungsheft zum IX. Bd. 1884. vom Anat. Anzeiger.

34. — Über die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Ergänzungsheft zum X. Bd. 1895 vom Anat. Anzeiger.

35. — Über den jetzigen Stand der Keimblattfrage mit Rücksicht auf die Pathologie. Münchener med. Wochenschrift Nr. 6. 1899.

36. Kleinenberg, N. Die Entstehung des Annelids in der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.

37. Kölliker. Mikroskop. Anatomie 1850 S. 160 u. Handbuch d. Gewebelehre 1889.

38. Koltzoff, N. K. Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbeltierkopfes J. N. Kouchnerew. Moskau 1902.

39. Kopsch, Fr. Die Entwicklung der äusseren Form des Forellen-Embryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1897, p. 184.

40. Krauss, F. Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 67, H. 3, p. 319.

41. Kreibich, Karl. Zur Blasenbildung und Cutis-Epidermisverbindung. Arch. f. Dermatologie und Syphilis. 63. Bd. S. 281 ff.

42. Kromayer, F. Die Protaplasmafaserung der Epithelzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 39.

43. — Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwicklung-Mechanik, 1898. p. 253.

44. — Histogenese der Hautnaevi. Metaplasie von Epithel zu Bindegewebe. Dermatol. Zeitschr. Bd. III. H. 3. S. 271.

45. Krompecher, E. Der Basalzellenkrebs. G. Fischer, Jena 1903.

46. — Über Verbindungen, Übergänge und Umwandlungen zwischen Epithel, Endothel und Bindegewebe bei Embryonen, niederen Wirbeltieren und Geschwülsten. Ziegler's Beiträge. Bd. XXXVI. 1904. S. 28.

47. Kupffer, C. v. Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. f. m. Anatomie. Bd. 4. 1868.

48. — Die Entwicklung der Kopfnerven bei Ammocoetes. In: Studien zur vergl. Entwicklungsgesch. des Kopfes der Kranioten. 2. Heft, 1894, pag. 63—75.

49. — Über die Entwicklung des Kiemenskeletts von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Ergänzungsheft zum X. Bd. (1895) vom Anat, Anzeiger.

50. Kwietniewski, Casimiro. Ricerche intorno alla struttura istologica dell' integumento dei selachii. Fratelli Drucker, Padova 1905.

51. Lewis, W. H. Wandering pigmented cells arising from the epithelium of the optic cup, with observations on the origin of the m. sphincter pupillae in the chick. Amer. Journ. Anat., Vol. 2. p. 405—417.

52. Leydig. Bau des tierischen Körpers. 1864. p. 101.

53. — Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Naturf.-Gesellsch. in Halle a. S. 1879.

54. — Zelle und Gewebe, 1885.

55. Lundborg, H. Studien über die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Mesenchyms bei den niederen Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd. XXVII. H. 2. p. 242.

56. W. C. Mac-Intosh and E. E. Prince. On the Development and life Histories of the Teleosteans Food and other Fishes. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Vol. XXXV. Part. III. No. 19, 1887—1888.

57. Marchand, F. Über die Beziehungen der pathologischen Anatomie zur Entwicklungsgeschichte, besonders der Keimblattlehre. Verhandlungen der Deutschen pathologischen Gesellschaft Berlin 1900, p. 38.

58. Maurer, F. Glatte Muskelzellen in der Cutis der Anuren und ihre Beziehung zur Epidermis. Morph. Jahrb. Bd. XXI. p. 152.

59. — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Engelmann, Leipzig 1895.

60. Nussbaum. Entwicklungsgeschichte des menschliehen Auges. Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch. 2. Aufl. Bd. II. S. 36.

60a. — Die Entwicklung der Binnenmuskel des Auges der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVIII, p. 199.

61. Platt, Julia B. Further Contributions to the Morphology of the Vertebrated Head. Anat. Anzeiger, Bd. VI. 1891.

62. — Ontogenetic Differentiations of the Ectoderm in Necturus. Second prelimin. notice. 3 Fig. Anat. Anz. Bd. IX 1893, Nr. 1 u. 2 p. 51—56.

63. — Ectodermice Origin of the Cartilages of the Head. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893, Nr. 14 u. 15, p. 506—509.

64. — Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in Necturus. 6 Taf., Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, pag. 911—966.

65. — The development of the Cartilaginous Skull and Hypoglossal Musculature in Necturus. Morph. Jahrb. Bd. XXV. H. 3. 1897.

66. E. E. Prince. Point on the development of the pectoral fin and girdle in Teleosteans. Report of the British Association for the Advancement of Science. 1886.

67. Rabl, C. Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV. und XIX. 1889 und 1892.

68. — Über die Herkunft des Skeletts. Verh. d. Anat. Ges. Strassburg 1894.

69. — Homologie und Eigenart. Verhandlungen der Deutschen pathologischen Gesellschaft. Berlin 1900, p. 4.

70. Ranvier. Sur la mécanisme de la sécrétion. Journ. de micrographie 1887 und Traité technique d'histologie. 2 Ed. 1889. S. 689.

71. Retterer, Ed. Structure et évolution du tégument externe. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. XLème Année, No. 4, Juillet-Août; No. 5, Septembre — Octobre.

72. Röse. Über die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anzeiger. Bd. 9. No. 21.

73. Röse, C. Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. XIV. 1897.

74. Sewertzoff, A. Zur Frage über die Segmentierung des Kopfmesoderms bei Pelobates fuscus. Bull. de la Société imperial des naturalistes de Moscou. 1892.

75. Schleip, W. Die Entwicklung der Kopfknochen bei dem Lachs und der Forelle. Inaug.-Diss. Freiburg i. B. 1903.

76. Schuberg. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. zu Leipzig 1891.

77. Schuberg. Über den Bau und die Funktion der Haftapparate des Laubfrosches. Arbeiten a. d. zool. Inst. in Würzburg. Bd. X. 1891.

78. — Über den Zusammenhang von Epithel und Bindegewebe. Sitzungsber. d. Würzb. phys. med. Ges. 30. Mai 1891.

79. — Über den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebszellen im Tierorganismus. Sitzungsber. d. Würzburg. phys. med. Gesellsch. 25. Febr. 1893.

80. — Untersuchungen über Zellverbindungen, I. Teil, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 74. H. 2. 1903.

81. — Über Zellverbindungen. Verhandlungen des Naturhistor. mediz. Vereins zu Heidelberg. Neue Folge VII. 3. H. Febr. 1904.

82. Schütz. Beiträge zur Pathologie der Psoriasis. Arch. f. Dermatol. und Syphilis. 1892.

83. — Über den Nachweis eines Zusammenhanges der Epithelien mit dem darunterliegenden Bindegewebe in der Haut des Menschen. Arch. f. Dermatol. und Syphilis. 1896.

84. Stöhr, Ph. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier. Festschrift der medic. Fakultät in Würzburg. 1882.

85. Szily, A. jun. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten. mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter iridis des Menschen. Anat. Anzeiger. XX. Bd. No. 7. 1901.

86. — Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten, mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter pupillae des Menschen. v. Graefe's Archiv f. Ophth. LIII. B. 3. H. 1902 und Magy. Orv. Arch. III. köt., 2. füz. 1902.

87. — Zur Glaskörperfrage. Anat. Anzeiger, XXIV. B. No. 16 u. 17, 1904.

88. Rudolf Virchow. Eröffnungsrede. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte, München 1889. Verhandlungen der Deutschen Pathologischen Gesellschaft. 1900. Berlin, p. 3.

89. Wiedersheim, R. Über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. Bd. IV. 1889 u. Bd. V. 1890.

90. — Das Gliedmafsenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892. (Mit Atlas.)

91. Ziegler, H. E. Die Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLI. 1885.

92. — Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. G. Fischer, Jena 1902, p. 43.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 14.

Fig. 1. Teil eines Horizontalschnittes durch die Schwanzflosse. Forellen-Embryo 45 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung. Ehrlich's Triacid. Zeiss Oc. 2., Obj. E. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Eidermis; Bz — different gewordene basale Zellschicht der Epidermis; H — Hornstrahlen; Mes — Mesenchym der Flosse.

Fig. 2. Teil eines Horizontalschnittes durch die Schwanzflosse. Embryo 66 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösuug. Ehrlich's Triacid. Zeiss Oc. 2, Obj. E. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Epidermis; H — Hornstrahlen; Fl — Knöcherne Flossenstrahlen; Mes — Mesenchym der Flosse.

Tafel 15.

Fig. 3. Teil eines Querschnittes durch die Schwanzflosse in der Nähe des kaudalen Endes. Forellen-Embryo 55 Tage nach der Befruchtung. v. Lenhossék'sche Flüssigkeit; Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Oelimmersion $^1/_{12}$. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Epidermis; Bz — basale Zellschicht der Epidermis; H — Hornstrahlen; Mes — Mesenchym der Flosse.

Fig. 4. Teil eines Querschnittes durch den basalen Abschnitt der Flosse. Forellen-Embryo 55 Tage nach der Befruchtung. v. Lenhossék'sche Flüssigkeit; Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Oelimmersion $^1/_{12}$. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Epidermis; Bz — different gewordene basale Zellschicht der Epidermis; H — Hornstrahlen; Mes — Mesenchym der Flosse.

Tafel 16.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes aus der Nähe des kaudalen Endes der Schwanzflosse. Forellen-Embryo 64 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung; Van-Gieson. Zeiss Oc. 2; Oelimmersion $^1/_{12}$. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Epidermis; Bz — different gewordene basale Zellschicht der Epidermis; Mes — Mesenchym der Flosse.

Fig. 6. Teil eines Querschnittes durch die mittleren Gebiete der Schwanzflosse. Forellen-Embryo 64 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung Van-Gieson. Zeiss Oc. 2; Oelimmersion $^1/_{12}$. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Epidermis; Bz — different gewordene basale Zellschicht der Epidermis; Fl — knöcherne Flossenstrahlen; H — Hornstrahlen; Mes — Mesenchym der Flosse.

Tafel 17.

Fig. 7. Teil eines Querschnittes durch den basalen Abschnitt der Schwanzflosse. Forellen-Embryo 64 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung. Van-Gieson. Zeiss Oc. 2, Oelimmersion $^1/_{12}$. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Epidermis; Fl — knöcherne Flossenstrahlen; H — Hornstrahlen; Skl — Skleroblasten, entstanden durch Umwandlung der früheren basalen Zellschicht der Epidermis; Mes — Mesenchym der Flosse.

Fig. 8. Teil eines Querschnittes durch die Schwanzflosse. Forellen-Embryo 80 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung. Van-Gieson. Zeiss Oc. 2, Oelimmersion $^1/_{12}$. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Epidermis; Fl — knöcherne Flossenstrahlen, umgeben von Skleroblasten ektodermalen Ursprungs; Mes — Mesenchym der Flosse.

Tafel 18.

Fig. 9. Teil eines Querschnittes durch die Schultergürtelanlage in der Höhe der Brustflosse. Forellen-Embryo 45 Tage nach der Befruchtung. v. Lenhossék'sche Lösung. Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Obj. C. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Zw — Zellwucherung im Ektoderm; Bfl — Brustflosse; Schg — Schultergürtelanlage; R. lat — Ramus lateralis nervi vagi; My — Myotom; Ch — Chorda.

Fig. 10. Querschnitt durch die Gebilde der Seitenlinie in der Höhe der Brustflosse. Forellen-Embryo 68 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung, Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2; Obj. E. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Zw — Zellwucherung und Ablösung im Ektoderm der Seitenlinie; Schg — Skleroblastenlager für die Deckknochen des Schultergürtels; R lat — Ramus lateralis nervi vagi; My — Myotom; Gp — abgelöste Zellgruppe, noch in epithelialem Gefüge verharrend.

Tafel 19.

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch die Cleithrumanlage. Forellen-Embryo 75 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung. Ehrlich's Triacid. Zeiss Oc. 2, Obj. C. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Zw — Zellwucherung, Ablamellierung und Austritt ektodermaler Zellen; Schg — Schultergürtel, Skleroblastenlager des Cleithrum; R. lat — Ramus lateralis nervi vagi; My — Myotom.

Tafel 20.

Fig. 12. Teil eines Querschnittes durch die Cleithrumanlage. Forellen-Embryo 90 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung. Van-Gieson. Zeiss Oc. 2, Obj. C. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; So — Seitenorgan; Schg — Schultergürtel, Cleithrumanlage; R. lat — Ramus lateralis nervi vagi; My — Myotom.

Tafel 21.

Fig. 13. Querschnitt durch das Ektoderm im Bereiche des späteren Supracleithrums. Forellen-Embryo 70 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung, Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Oelimmersion. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Bz — different gewordene Basalzellschichte des Ektoderms; Mes — Mesenchym; My — Myotom.

Fig. 14. Querschnitt durch das Ektoderm im Bereiche des späteren Supracleithrum. Forellen-Embryo 71 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung, Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Oelimmersion. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Bz — auf einer Seite abgelöste Basalzellenwucherung des Ektoderm; Mes — Mesenchym; My — Myotom.

Tafel 22.

Fig. 15. Querschnitt durch die erste Anlage von Cleithrum und Supracleithrum. Forellen-Embryo 71 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung, Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Oelimmersion. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Bz — Basalzellen im Begriffe sich zu Mesenchymzellen (Skleroblasten) umzuwandeln; Mes — Mesenchym; My — Myotom.

Fig. 16. Teil eines Querschnittes durch die Anlage des Supracleithrum. Forellen-Embryo 85 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung, Van-Gieson. Zeiss Oc. 2, Obj. E. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Au — Zellaustritt; R. lat — Ramus lateralis nervi vagi; Mes — Mesenchym; My — Myotom; Skl — Skleroblastenlager des Supracleithrum mit Verknöcherung, an Stelle der abgelösten Basalzellen der Epidermis.

Tafel 23.

Fig. 17. Ektodermdifferenzierung im dorsalen Teil des Hinterkopfes. Forellen-Embryo 75 Tage nach der Befruchtung. Zenker-sche Lösung, Haemotoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Obj. E. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Bz — different gewordene basale Zellschicht; Deg — Kerndegeneration; Lab — Labyrinthanlage; Kn — Knorpel; Mes — Mesenchym.

Fig. 18. Ektodermdifferenzierung im dorsalen Teil des Hinterkopfes. Forellen-Embryo 75 Tage nach der Befruchtung. Zenker-sche Lösung, Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Obj. E. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Bz — different gewordene basale Zellschicht; So — erste Andeutung eines Seitenorgans; Deg — Kerndegeneration; Lab — Labyrinthanlage; Kn — Knorpel; Mes — Mesenchym.

Tafel 24.

Fig. 19. Ektodermdifferenzierung im dorsalen Teil des Hinterkopfes. Forellen-Embryo 82 Tage nach der Befruchtung. Zenker-sche Lösung, Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2, Obj. E. Abbé'scher Zeichenapparat (Präparat des Herrn Dr. W. Schleip).

Ekt — Ektoderm; So — Seitenorgan mit Zellfortsatz und direktem Übergang ins Mesenchym; Lab — Labyrinthanlage; Kn — Knorpel; Mes — Mesenchym.

Fig. 20. Ablamellierung der basalen Epidermisschicht in der Gegend des späteren Parietale. Forellen-Embryo 75 Tage nach der Befruchtung. Zenker'sche Lösung. Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2; Oelimmersion. Abbé'scher Zeichenapparat.

Ep — Epidermis; Bz — umgewandelte Basalzellenschicht in Ablösung begriffen; Deg — degenerierende Kerne; Mes — Mesenchym.

Tafel 25.

Fig. 21. Einzelaustritt aus dem Ektoderm der Augengegend. Forellen-Embryo 40 Tage nach der Befruchtung. v. Lenhossék'sche Lösung, Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2; Oelimmersion $^1/_{12}$. Abbé-scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Au — gelockerte Zellen der Basalschicht mit Fortsätzen; Mes — Mesenchym.

Fig. 22. Einzelaustritt aus dem Ektoderm der Augengegend. Forellen-Embryo 40 Tage nach der Befruchtung. v. Lenhossék'sche Lösung. Haematoxylin-Eosin. Zeiss Oc. 2; Oelimmersion $^1/_{12}$. Abbé-scher Zeichenapparat.

Ekt — Ektoderm; Au — einzeln aus dem Bereiche des Ektoderm austretende Zellen; Mes — Mesenchym.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Marburg a. L.

ÜBER DIE
ENTWICKLUNG DES BLASTOPORUS
BEI
ALYTES OBSTETRICANS.

VON

Dr. JOHN SEEMANN,
Privatdozent und Assistent am physiologischen Institut in Giessen.

Mit 81 Abbildungen auf den Tafeln 26/34.

I. Einleitung.

In neuerer Zeit hat die Frage nach der Entstehung der Keimblätter und die damit in innigem Zusammenhang stehende nach der Bildung des Urdarmes und Blastoporus bei Wirbeltieren wiederum vielfache Bearbeitung erfahren. Da man trotzdem von einer einheitlichen Auffassung der Vorgänge immerhin noch recht weit entfernt ist (cf. Referate von Born und Keibel) kann eine über möglichst viele Tiere ausgedehnte Kenntnis der Veränderungen nur erwünscht sein, und es sind Veröffentlichungen über möglichst zahlreiche Beobachtungen am Platze. Aus diesem Grunde halte ich es für berechtigt, auch jetzt noch Untersuchungen mitzuteilen, welche ich vor ca. 7 Jahren als Assistent am Marburger anatomischen Institute angestellt hatte, über die Entwicklung der entsprechenden Stadien von Alytes obstetricans. Darin bestärkt mich der Umstand, dass die Anschauungen, welche ich mir damals über die erste Entwicklung gebildet hatte, in manchen Punkten mit den seither geäusserten Ansichten über die Anurenentwicklung (Brachet, Morgan) übereinstimmen, in anderen aber mir nicht unwesentlich erscheinende Abweichungen zwischen diesen Autoren und mir bestehen. Die Unterschiede resp. Übereinstimmungen zwischen uns sind so klar, dass ich mir ein genaueres Eingehen darauf meistens ersparen kann. Eine zu detaillierte Diskussion strittiger Punkte halte ich für nicht erspriesslich, weil unsere Resultate von verschiedenen Tieren stammen, und weil in unseren Schlüssen mancherlei Hypothetisches steckt.

Meine Untersuchungen hatten damals den Zweck, erstens die von Gasser vor längeren Jahren am Alytes gemachten

Beobachtungen einer Nachprüfung zu unterziehen, andererseits sollten dieselben mit den besser ausgebildeten Untersuchungsmethoden und durch den Vergleich mit den in der Zwischenzeit neu gewonnenen Anschauungen und dem vergrösserten Tatsachenmaterial möglichst weitgehend vervollständigt und ergänzt werden.

Unser Tier, das in der Gegend von Marburg nicht gerade selten ist und dessen Entwicklungsstadien seit längerer Zeit vom hiesigen Institut aus gesammelt waren, bietet für die Untersuchung der Entwicklung der anuren Amphibien mancherlei Vorteile. Abgesehen davon, dass sich ziemlich leicht ein grosses Material beschaffen lässt, müssen sich bei Alytes einige wesentliche Erscheinungen offenbar in grösserer Deutlichkeit zeigen, da sie bei anderen Amphibien kaum erwähnt werden. Besonders sind aber die mittlere Grösse und die Pigmentlosigkeit der Eier für die Untersuchung nutzbringend gewesen.

Ein idealer Querschnitt, welcher ja die besten Aufschlüsse über die feineren Details der Entwicklungsvorgänge liefert, muss meiner Meinung nach parallel mit der Ebene der Blastoporusrinne durch das Ei gelegt werden und doch die Embryonalanlage senkrecht d. h. radiär treffen; ersteres deswegen, damit man auf den Seitenteilen des Schnittes gleichweit in der Entwicklung vorgeschrittene Partien trifft wie in der Mitte — denn die Entwicklung geht vom Urmundrande aus —, letzteres damit man auch die nach einwärts liegenden Teile auf demselben Schnitt mit den topographisch zu ihnen gehörigen äusseren Teilen trifft. Bei den grossen Eiern (wie z. B. denen der Gymnophionen, der Selachier etc.) ist der Teil des Eies, in welchem sich der eigentliche Embryo entwickelt, im Verhältnis zum Ei zu klein, und derartig ideale Querschnitte sind nicht ausführbar; sie würden dem bogenförmigen Schnitt entsprechen, der in

paralleler Richtung mit dem Blastoporusrande senkrecht auf das Blastoderm geführt wird. Bei kleineren Eiern, wie z. B. bei Rana und Triton, ist zunächst schon die Einstellung der Schnittebene bedeutend schwieriger, ferner ist aber die Zahl der als Querschnitte brauchbaren Schnitte sehr viel geringer, weil nur ein kleiner Teil aus der Serie das Blastoderm wirklich senkrecht trifft.

Für diese Frage müssen gerade Eier von mittlerer Grösse, wie sie bei Alytes und allenfalls bei Salamandra vorliegen, von Vorteil sein. Denn erstens lassen sich diese Eier noch in toto schneiden, und zweitens trifft man auf den Schnitten, die parallel der Blastoporusöffnung verlaufen, gleichwertige Teile in der Mitte und an den Seiten und zwar doch noch in genügend senkrechter Richtung gerade in den mittleren Partien, also an den Stellen, auf die es in den frühen Stadien für die fundamentalen Fragen am meisten ankommt.

Auch das gänzliche Fehlen des Pigmentes hat teilweise das Studium meiner Schnitte gefördert, andererseits ist der Pigmentmangel auch wieder störend; z. B. schon bei der Orientierung frühester Stadien; auch die Zellabgrenzung ist wegen der pigmentierten Zellränder beim Frosch und namentlich bei Tritonen meistens leichter als beim Alytes.

Die Pigmentierung verleitet aber wiederum leicht zu Schlüssen über die Abstammung einzelner Zellen und Zellenlagen, deren Berechtigung nicht ohne weiteres zugestanden werden kann. Ähnlich erging es auch mit einer Erwartung, die bei unserem Tier zunächst der grössere Dottergehalt aufkommen liess, nämlich aus dem Dottergehalt der Zellen über die Abstammung des Meso- und Entoderms von den oberen oder unteren Zellen Aufschluss zu bekommen. Zwar bieten in dem verschiedenen Gehalt ihrer Elemente an grobem Dotter die ausgeprägten Zelllagen z. B. die Keimblätter erhebliche Unterschiede; aber gerade an den kritischen Punkten und den Übergangsstellen, wo die genaue Unterscheidung einzusetzen hat, versagte das Merkmal

wegen des allmählichen Überganges; das ist indessen mit dem Pigmentgehalt bei den pigmentierten Eiern anderer Tiere kaum anders. Auf diese beiden Kriterien gegründete Schlüsse können nicht als beweiskräftig angesehen werden.

Untersucht ist die Entwicklung ausser an dem umfangreichen Schnittserienmaterial des Institutes an etwa 80 eigenen Serien von den ersten Stadien der Furchung ab bis zum Beginn der Körperstreckung. Mit letzteren Stadien etwa beginnt K. Reuter seine Untersuchung über die Darmspirale; seine Arbeiten reihen sich also ziemlich direkt, allerdings mit einer kleinen Lücke, an meine Darstellung der Urdarm- und ersten Darmentwicklung an.

Die eigenen Schnittserien wurden ausgeführt an Eiern, welche grösstenteils dem Vorrat des Institutes entstammten. Die Eier waren fixiert in Sublimatlösung mit Essigsäurezusatz; diese Fixation war seit Jahren speziell für dies Material als zuverlässig und gut erprobt. Eine Anzahl von mir selbst gesammelter Eier, die mit verschiedenen Flüssigkeiten, insbesondere auch mit Chromsäure-, Chromat-, Osmiumsäure- und Formolgemischen fixiert wurden, diente teils der Kontrolle, teils wurde die für uns alte Erfahrung aufs neue bestätigt, dass Essigsäuresublimatlösung nicht nur die beste Konservierung ergab, sondern auch die Weiterbehandlung am meisten erleichterte. Die Einbettung geschah in Paraffin. Der beträchtliche Dottergehalt macht die Schneidetechnik recht schwierig, da wegen der Sprödigkeit des gehärteten Dotters nicht selten die Schnitte teils während des Schneidens zerbröckelten, teils durch mitgerissene Dotterkörner zerschnitten wurden. Manche Eier, gerade die mit Chromsäure- oder Osmiumsäuregemischen behandelten, liessen sich aus mir unbekannten Gründen überhaupt nicht schneiden. Auch Überstreichen der Schnittfläche mit Collodium oder mit flüssigem Paraffin führte in solchen Fällen nicht zum Ziele.

Die Schnittserien wurden angelegt sagittal, frontal, quer in verschiedenen Ebenen, bei einer Schnittdicke von 5 bis 15 μ, meistens 7 bis 10 μ.

Gefärbt wurde überwiegend mit alkoholischem Boraxkarmin, teilweise im ganzen Ei, teilweise im Schnitt, meistens mit nachfolgender Pikrinsäurefärbung, welche die Zellabgrenzung sehr erleichterte und häufig erst ermöglichte.

Daneben wurde in einzelnen Fällen mit Saffranin, Delafieldschem Hämatoxylin und Heidenhainschem Eisenhämatoxylin gefärbt; die Karminfärbung lieferte aber nicht nur die schönsten Übersichtsbilder, sondern in früheren Stadien fast allein brauchbare Kernbilder, da die anderen Farben den Dotter ungemein intensiv mitfärben und damit die Kerntinktion vollkommen verdecken.

Weil mir bezüglich der Frage des Bestehens einzelner Lücken und Spalten und auch einzelner Verbindungen von Zelllagen (namentlich bezüglich der Chorda und des peripheren Mesoderms) die Paraffineinbettung nicht einwandfrei genug zu sein schien wegen der Möglichkeit von Verschiebungen beim Schneiden oder bei der Weiterbehandlung der Schnitte, habe ich eine Anzahl Eier auch in Celloidin eingebettet mit nachträglicher Paraffindurchtränkung; doch bestätigten die so gewonnenen Schnitte die aus den Paraffinserien gezogenen Schlüsse, aus denen für diese Zwecke natürlich nur ganz einwandfrei gelungene Schnitte gewählt werden dürfen, durchaus, so dass auf diesen Unterschied in der Bearbeitung weiterhin kein Bezug mehr genommen zu werden braucht. Ein kleiner Vorteil ergab sich bei dieser Methode darin, dass, wahrscheinlich infolge geringer Schrumpfung im Chloroform, die einzelnen Zellen etwas schöner abgegrenzt waren.

Der Beschreibung der gefundenen Entwicklungstatsachen sei zum Schluss noch eine kurze Aufzählung der häufiger in Anwendung gezogenen Ausdrücke der Ortsbezeichnung und der Nomenklatur überhaupt vorausgeschickt.

Für die Orientierung ist am frei schwimmenden Ei der Unterschied von oben und unten ohne weiteres gegeben. Den grössten Kugelkreis, der in dem jeweiligen Stadium genau die obere und untere Hemisphäre trennt, nenne ich ohne Rücksicht darauf, ob diese Ebene von einem Stadium zum andern durch Drehung des Eies eine andere wird, den Äquator. Die übrigen Ortsbezeichnungen verstehen sich demnach schon von selbst, oben-unten mit Beziehung zum Äquator, vorn-hinten zur Längsachse, sobald sie bestimmbar wird, aussen-innen mit Beziehung zu dem Hohlraum. Die Bezeichnungen ventral-dorsal, kranial-kaudal werde ich erst verwenden, wenn nach dem Schluss des Blastoporus zum kleinen Loch die definitive Längsachse sich eingestellt hat.

Blastoporus nenne ich die rinnenförmige Einsenkung schon von ihrem ersten Auftreten als kurze Querrinne ab, den Ausdruck Urmund möchte ich für den zum Kreise geschlossenen Blastoporus reservieren. Als Schluss desselben bezeichne ich den Prozess der Verkleinerung der Urmundöffnung. Der Hohlraum, in den der Blastoporus führt, heisst Urdarm oder ebenfalls Blastoporus, gleichgültig, ob er spaltförmig oder weit ausgedehnt ist; dann, wenn seine Verschmelzung mit der Furchungshöhle eingetreten ist, bezeichne ich den ganzen Hohlraum mit Grönroos als primitive Darmhöhle; Darm heisst er, wann resp. soweit ausser der früh auftretenden dorsalen Epithelauskleidung auch auf der ventralen Seite die Oberfläche epithelisiert ist.

Die Benennung der einzelnen Stadien geschieht nach den römischen Zahlen, mit welchen sie auf der Tafel der Oberflächenbilder bezeichnet sind. Die übrigen Abbildungen erhalten zur Numerierung arabische Ziffern.

II. Oberflächenbilder.

(Tafel 26.)

Die Furchung verläuft in der für die Anuren charakteristischen Weise, dass nach dem Auftreten der beiden ersten vertikalen Furchungsebenen eine dritte näher dem oberen Pol belegene horizontale erscheint, und dass nun beständig die schon von vornherein kleineren Elemente des oberen Pols den unteren grösseren Zellen in der Teilung voraneilen. So nimmt im Verlauf der Furchung der Grössenunterschied der oberen und unteren Zellen immer mehr zu.

Dementsprechend ist in den frühen Stadien, wo man die Furchungselemente noch makroskopisch nach ihrer Grösse unterscheiden kann, eine Orientierung über oben und unten am Ei leicht möglich; in den späteren Zeiten des Blastulastadiums lässt wegen der Kleinheit der Elemente dieses Kriterium im Stich; allerdings kann man noch eine Zeit lang den unteren Pol als solchen an den noch sichtbaren polygonalen äusseren Flächen seiner Makromeren erkennen. Es kommt aber ein neues Merkmal hinzu, da jetzt durch das dünner werdende Dach der Hohlraum der Furchungshöhle, besonders schön an den mit Sublimat fixierten Eiern. hindurchscheint. Dadurch ist es leicht, den oberen Teil an einem kleinen graulichen Feld von den dickeren, solideren und darum weisslich aussehenden unteren Teilen des Eies zu unterscheiden, abgesehen davon, dass an dem frei schwimmenden Ei dies dünnere Dach nach oben gekehrt ist, und dass es nicht selten am fixierten Ei in Form einer Delle gegen die Furchungshöhle zu eingesunken ist (Fig. 1, 2 etc.). Das graue Feld des Daches nimmt allmählich an Ausdehnung zu und kann deswegen zur annähernden Altersbestimmung derartiger Stadien dienen.

Gegen Ende der Blastulazeit vermag man zuerst auch äusserlich die Symmetrieebene zu orientieren an solchen Eiern, bei denen das Furchungshöhlendach in Form einer Delle eingesunken ist. Die etwas stärkere Vorderwand (siehe später) behält dabei ihre Lage mehr bei, und deswegen setzt sich hier der graue Ton und die Delle scharf ab; die dünnere Hinterwand folgt dem Dach beim Einsinken mehr, sie legt sich sogar häufig auf einen am Grunde der Furchungshöhle sich bildenden Wulst auf. Darum verstreicht hier die Delle und das graue Feld sanft und allmählich. In dem Sagittalschnitt der Fig. 1, die übrigens den Unterschied in der Wandstärke vorn und hinten nicht so eklatant zeigt, wie es meistens der Fall ist, lässt sich an dem äusseren Kontour des Daches diese Erscheinung erkennen.

Der Blastoporus ist bei seinem ersten Auftreten (Fig. I) eine ein wenig unterhalb des Äquators belegene, senkrecht über die Medianlinie verlaufende, kurze Querrinne. In der Mitte ist sie am tiefsten und dementsprechend wirft hier ihr oberer Rand den stärksten Schatten; nach den Seiten hin läuft sie flach aus. Die Rinne kann hie und da zackig oder nach oben eingekerbt sein, meistens verläuft sie als gerade Linie. Der obere Rand der Rinne, die hintere Blastoporuslippe, scheint im Gegensatz zu dem unteren flach in die Kugeloberfläche verlaufenden bei passender Beleuchtung etwas wulstig über die Kugeloberfläche zu prominieren (vergl. Fig. 2).

Die Rinne des Blastoporus verlängert sich im Laufe der weiteren Entwicklung, indem sie sich gleichzeitig vertieft. Dadurch, dass sich die Rinne an ihren freien seichten Enden allmählich nach abwärts und nach hinten verschiebt und einbiegt, gewinnt der Blastoporus das Aussehen eines schwach nach unten und hinten konkaven Kreisbogens (Fig. II). Mit der fortschreitenden Verlängerung der Linie nimmt auch die Krümmung mehr und mehr zu, so dass sich der Bogen zum Halb-

(Fig. III) und Dreiviertelkreis (Fig. IV) und schliesslich unter stetiger Abnahme des Kreisradius zum vollständig geschlossenen Kreise ergänzt (Fig. V), der in den folgenden Stadien sich noch weiter verkleinert (Fig. VI u. VII). Diese Einengung des Kreises erfolgt nicht konzentrisch, sondern es scheint der mediane Punkt am dorsalen Rande relativ fixiert zu sein, und nach ihm hin erfolgt die Zusammenziehung des Blastoporus.

Bei günstiger Beleuchtung ist im Stadium VII und VIII eine kurze, median belegene Rinne erkennbar, die über den dorsalen Rand in den Blastoporus ausläuft.

Der von dem Blastoporus eingerahmte Teil des Eies resp. bei noch nicht geschlossenem Kreis der nach hinten unten (ventral) und medial von der Rinne belegene Abschnitt ist der Dotterpfropf, dessen Masse mit der zunehmenden Verkleinerung des Kreises immer mehr ins Innere des Eies aufgenommen wird und schliesslich ganz in das Eiinnere hineinschlüpft, so dass man im Stadium VIII meistens im Innern der noch ziemlich weiten Öffnung den Rest des Dotterpfropfes als eine kegelförmige Prominenz zu erkennen vermag (Fig. VIII und Fig. 9).

Während der Zeit, wo am hinteren Ende sich der Blastoporus nach und nach entwickelt, wird das graue Feld des Daches, das der Furchungshöhle entspricht, allmählich wieder kleiner und dabei nach vorn hin verlagert, bis es im Stadium III—IV gänzlich verschwindet. Im Stadium V ist infolge erneuter Verdünnung die nach oben gekehrte Fläche meistens wieder durchscheinend, besonders an grossen Eiern. Man sieht aber dann zwei durch einen weisslichen Querstreifen getrennte graue Felder, die den zwei im Ei vorhandenen Hohlräumen entsprechen, die vordere der Furchungshöhle, die hintere dem Urdarm. Ist an Eiern dieses Stadiums die obere Fläche eingesunken, so zeigen sich zwei hintereinander belegene, durch einen nicht eingesunkenen Querstreifen getrennte Dellen. Vom Stadium VI ab ist, da sich

die beiden Hohlräume vereinigen (siehe später) und ihre Scheidewand verschwindet, nur mehr ein einziges grosses, etwa halbkugliges durchscheinendes Feld vorhanden.

Die bis dahin durch gleichmäſsige Verkleinerung des Kreises stattgehabte Verengerung der äusseren Öffnung des Blastoporus scheint sich nun weiter in der Weise zu vollziehen, dass sich die seitlichen Ränder durch Verschmelzung (s. darüber unten) vereinigen und zwar zunächst entlang der erkennbaren Rinne im vorderen (dorsalen) Teil (Fig. VII, VIII). Wenn dadurch der Blastoporus Zwiebelform angenommen hat, nähern sich nun am meisten die Mitten der Seitenränder (Fig. IX), sodass vorn und hinten je eine weitere Öffnung verbleibt, die beide durch einen schmalen, strichförmigen, kurzen Spalt mit einander verbunden sind; dadurch resultiert eine Achtform des Blastoporus (Fig. X). Die Öffnungen bleiben eine zeitlang beide bestehen, sind aber dauernd durch den schmalen Spalt mit einander in Zusammenhang. Später tritt an ihre Stelle eine einfache Öffnung, die häufig äusserst klein und punktförmig wird, so dass sie makroskopisch kaum erkennbar ist So erklärt es sich, dass Vogt eine Zeit lang gar keine Öffnung oder Einsenkung am Hinterende des Alyteseies bemerken konnte. Das Auftreten der einfachen Öffnung kann in ziemlich schwankender Zeit der Entwickelung stattfinden, meistens im Stadium XI—XIII, bisweilen erst im Stadium XVI, jedenfalls vor Schluss des Medullarrohres. Es bleibt also nur ein kleiner Teil des Blastoporus offen, und zwar dieser dauernd.

Um die achtförmige Blastoporusöffnung herum erkennt man bei intensiver Beleuchtung einen kreisförmigen Wulst, wie er ähnlich auch bei Rana esculenta und bei Triton (Erlanger) beschrieben und abgebildet ist. Solange die Medullaranlage makroskopisch noch nicht sichtbar ist, erkennt man in der grauen, durchscheinenden, oberen (dorsalen) Oberfläche des Eies einen medianen weisslichen Streifen, der kurz vor der zirkulären

Verdickung am Blastoporusrand sich zunächst verdünnt und dann für eine kurze Strecke aufhört erkennbar zu sein, so dass er nicht direkt in dieselbe auszulaufen scheint. Dieser Streifen, der sich über etwa 90 ° der Eioberfläche im Stadium X erstreckt, ist, wie die Schnitte ergeben, bedingt durch das Durchscheinen eines verdickten axialen Streifens an der Innenwand der Urdarmhöhle; kurz vor dem Blastoporus verwandelt er sich in eine innen belegene Rinne, weswegen eben er sich nach aussen hin nicht mehr markiert. Wenn, wie später gezeigt werden soll, der Blastoporusrandwulst dem Primitivstreifen der Amnioten entspricht, so ist dieser weissliche axiale Streifen, die Chordaanlage, also seinem Kopffortsatz homolog. Die Fig. X und Xa sind Abbildungen desselben Eies, in Fig. X, welche die Ansicht von hinten gibt, erkennt man die Gegend um den Blastoporus deutlicher, in Fig. Xa, der Ansicht von oben, ist der Kopffortsatz in ganzer Ausdehnung sichtbar. Sobald die Medullaranlage erkennbar wird, ist dieser Streifen wegen der entstehenden Medullarrinne von aussen her nicht mehr zu unterscheiden, offenbar weil er durch den verdickten Ektoblast nun nicht mehr hindurchscheint.

In Fig. XI und XII soll der weisse Strich nicht mehr den Kopffortsatz, sondern die axiale rinnenförmig eingesunkene Partie der Medullaranlage bedeuten; es war nicht möglich ein anderes Mittel zur Darstellung zu gewinnen, so dass also die beiden verschiedenen Dinge in den Bildern X und XI mit dem gleichen Verfahren wiedergegeben sind.

Die Entwickelung der Medullaranlage ist, soweit sie zur Orientierung über das Alter der Blastoporusstadien nötig ist, aus den Fig. XI bis XVII zu ersehen. Die Medullarplatte ist zunächst in der Umgebung des Blastoporus erkennbar, indem sie aus dem Wulst an seinem Rande nach vorn hin hervorzugehen scheint (Fig. XI). Die Medullarplatte verschmälert sich (Fig XII), und die Wülste, die sich entwickeln (Fig. XIII),

vereinigen sich, und zwar zunächst im Hirnteil und im Rückenteil; die Gegend des Hinterhirns d. h. etwa die Stelle, wo die vom Stadium XV ab erkennbare Kiemenbogenanlagen an den Neuralteil anstossen, und am längsten das hintere Ende des Dorsalteiles bleiben noch eine Weile offen. Indem durch die Vereinigung der Wülste die Medullarrinne sich zum Rohr schliesst, laufen die Medullarwülste hinten, so lange das Medullarrohr überhaupt offen ist, dauernd in der oben angegebenen Weise in die Seitenränder des Blastoporus aus. Der gänzliche Schluss des Medullarrohres erfolgt, wenn 6—7 Urwirbel neben der Medullaranlage erkennbar sind, vor dem offengebliebenen Teil des Blastoporus (Fig. XVII), so dass also dieser dauernd hinter dem geschlossenen Medullarrohr liegt.

In der letzten Zeit, in der das Medullarrohr offen ist, erscheint der Blastoporus wieder durchweg etwas grösser als in den Stadien vorher, in denen er bisweilen makroskopisch nur schwer zu finden war. Diese grössere rundliche Öffnung entspricht einer grubenförmigen Einsenkung, welche aus dem engeren Blastoporus entstanden ist. Die Erweiterung entspricht dem ventralen Teile des Blastoporus (Fig. 11—14); es ist die Kloakenöffnung. Da also der eigentliche Urdarm in der Tiefe dieser Grube mündet, kann man sie auch als After bezeichnen.

Nach Schluss des Medullarrohres beginnt der Schwanz auszuwachsen zunächst in Form eines kugligen Vorsprunges, der vor, resp. über der Kloakenöffnung belegen ist. In der nun folgenden Zeit der definitiven Streckung ist der Anus, resp. die Kloakenöffnung von dem in die Länge wachsenden Schwanz zugedeckt und ohne Abnahme des Schwanzes nur sehr selten erkennbar, da er gerade in dem Winkel liegt, den der Schwanz mit der Dotterkugel bildet.



Verl. v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

III. Zeit der Furchungshöhle.

Der Beschreibung des Gastrulationsvorganges schicke ich eine Schilderung der voraufgehenden Zeit der Entwickelung voraus, welche auf die Bildung des Ektoblastes und des Dotterentoblastes abzielt und damit den Anstoss für die Blastoporuseinsenkung abgibt, und beginne mit einer allgemeinen Schilderung des Blastulastadiums.

a. Blastula.

In der gefurchten Zellmasse erscheint früh, excentrisch belegen, ein Hohlraum, die Furchungshöhle, anfangs von ziemlich unregelmäfsiger Begrenzung, indem einzelne Zellen mehr, andere weniger in das Lumen derselben prominieren. Die anfangs in nur einschichtiger Lage vorhandenen Zellen des Daches gehen durch intensive Teilung in den mittleren Blastulastadien in eine mehrschichtige, 5—8 fache Lage kleinerer Zellen über, während die untere Begrenzung der allmählich an Ausdehnung zunehmenden Furchungshöhle von der viel massigeren Lage der von vornherein grösseren unteren Zellen gebildet wird, die sich langsam, und wie es scheint regellos, weiterfurchen. In dieser Zeit sowohl wie in jedem späteren Stadium besteht die untere Hemisphäre immer aus einzelnen Zellen; kernlose Dotterstücke kommen nicht vor. Wenn bisweilen der eine oder andere Teil der unteren Hemisphäre nur aus Dotter zu bestehen scheint (wie in Fig. 1 vorn), so beruht diese Erscheinung lediglich auf mangelhafter Konservierung dieser Stellen; denn an anderen sonst gleichwertigen Stellen (z. B. in Fig. 1 hinten) und an anderen besser konservierten Eiern lässt sich unzweideutig erkennen, dass lauter einzelne Zellen den Dotter zusammensetzen. Eine andere Erscheinung ist die, dass bei ver-

schiedenen Eiern die die Zellen umspülende Intercellularflüssigkeit in verschieden starkem Mafse vorhanden sein kann, und dass bei geringer Entwickelung derselben die untere Hemisphäre wie eine grosse Dottermasse mit eingestreuten Kernen aussieht. Genauere Betrachtung mit stärkeren Vergrösserungen namentlich an Präparaten mit Protoplasmafärbung klärt über die Zellennatur sofort auf. K. Reuter hat bei seinen Untersuchungen über die späteren Stadien der Darmentwicklung von Alytes in Fällen von gering entwickelter Intercellularsubstanz, wie man sie namentlich in späteren Entwickelungsstadien öfters beobachtet, durch Silber dieselbe und damit die Zellgrenzen zur Anschauung bringen können; unter meinen Präparaten finden sich manche, in denen durch Farbstoff (Karmin), der in Körnchenreihen sich zwischen den Zellen findet, ebenfalls in ähnlicher Weise die Zellgrenzen deutlicher erkennbar geworden sind. Ich möchte aber nicht die Ansicht, die Reuter bei der Gelegenheit ausspricht, teilen, dass die Fälle, in denen sich reichlichere Intercellularflüssigkeit vorfindet, immer Kunstprodukte durch zu starke Alkoholwirkung seien. Dazu finde ich diese Erscheinung zu häufig an sorgfältig und kurzgehärteten Eiern; ausserdem wäre es mir nach meinen Präparaten nicht verständlich, weshalb nur die grossen Makromeren schrumpfen und nicht auch die Mikromeren, und weswegen gerade die nach dieser Annahme geschrumpften Zellen rundliche und ovale Formen aufweisen. Ich sehe, das ist mir das wesentliche, die Makromeren nicht in dem Sinne als Epithel an, dass sie durch eine nur minimale Menge höchstens zähflüssiger Kittsubstanz fest verbunden seien; ich halte ihre Verbindung für locker, und die vorhandenen Intercellularlücken halte ich für physiologisch; sie bestehen nach meiner Meinung wenigstens in den früheren Entwickelungsstadien auch während des Lebens und sind mit einer wahrscheinlich dünnflüssigen Intercellularsubstanz von stärkerer oder geringerer Entwickelung ausgefüllt, die nicht viel verschieden ist, wenn sie

nicht ihr ganz gleicht, von der Furchungshöhlen- und später der Urdarmflüssigkeit, die ich mir als Nähr- und Excretionsflüssigkeit zugleich denke. Die Makromeren sind also nicht eine vollkommen kompakte solide Masse, sondern bis zu einem gewissen Grade bewahren die einzelnen Zellen eine grössere Selbständigkeit; die ganze Masse ist in sich und gegen andere Zelllagen verschieblich.

Nach den Seiten zu nimmt infolge der excentrischen Lage der Furchungshöhle die Wandstärke allmählich von oben nach unten zu. An den Übergangsstellen von Dach und Boden gehen die kleinen Zellen des Daches in die dicke seitliche Schicht etwas grösserer Zellen über; doch setzen sich diese ziemlich genau gegen die untere Hemisphäre der grossen Zellen ab. Auf dem gefärbten Schnitt dokumentiert sich dieses Absetzen der »Übergangs- oder Randzone« (Götte) gegenüber den unteren Zellen in der Weise, dass sich bis etwas unterhalb des Niveaus des Furchungshöhlenbodens eine wegen der kleineren Zellen kernreiche Zone findet, welche in der Übergangsregion relativ zahlreiche mitotische Kernteilungsfiguren aufweist, während sonst in den Makromeren wegen der Grösse der Elemente nur hier und da ein Kern im Schnitt getroffen wird. Ausser dem Unterschied in der Intensität der Furchung und dem dadurch zum grössten Teil bedingten in der Grösse zeigen sich zwischen den Zellen der Übergangszone und den angrenzenden Makromeren keinerlei Verschiedenheiten.

Diese Übergangszone findet sich in der ganzen Zirkumferenz des Eies, wo Dach und Boden der Furchungshöhle aneinander stossen, sie steht mit ihrem unteren Ende also etwa in der Höhe des Äquators, vorn, seitlich und in besonders starker Entwickelung, hier auch etwas weiter nach abwärts und bis unter den Winkel der Furchungshöhle reichend, am hinteren Ende des Eies (Fig. 1, welche allerdings ein schon etwas späteres Stadium darstellt). Es lässt sich zwar auf den bisher

beschriebenen Stadien noch keine Orientierung über die Symmetrieebene gewinnen, aber der Vergleich mit den späteren Stadien gestattet an der Schnittserie, gerade nach der stärkeren Entwickelung der Randzone das Hinterende des Eies zu bestimmen.

Die Richtung der Teilungsspindeln ist in den Zellen der oberflächlichen Schicht des Daches und der Seitenwände der Blastula, deren Zellen überhaupt wie natürlich regelmäfsiger geformt sind, schon früh ausschliesslich tangential, während in den tieferen, nach der Furchungshöhle zu belegenen Schichten des Daches sowie der Randzone keine Richtung bei der Zellteilung bevorzugt wird, ebenso wenig wie bei den spärlichen Kernteilungen, die sich in der Makromerenmasse finden; mit anderen Worten, die aussen gelegenen Zellen fangen an sich zu ordnen und dadurch sich zu differenzieren, während die tieferen Zellen an sämtlichen Wänden der Blastula noch ungeordnet liegen und wachsen.

Ich möchte es vermeiden, den Ausdruck »vegetative und animale« Zellen zu gebrauchen, sondern dafür den weniger präjudizierenden der »oberen und unteren« Zellen einsetzen oder sie Mikro- und Makromeren benennen. Selbst für den Fall, dass es erwiesen wäre, dass die oberen Zellen später Ektoblast, Mesoblast und Chorda lieferten, und dass die unteren das Darmepithel und zwar dieses ausschliesslich aus sich entstehen liessen, halte ich diese Bezeichnung für nicht günstig gewählt, schon deswegen, weil wir heute gewohnt sind, auch die Keimblätter nicht prospektiv nach ihren Leistungen, sondern nach ihrer Topographie zu benennen. Wenn es auch richtig ist, dass ein gewisser Gegensatz der oberen und unteren Zellen nach Grösse, Dotterkorngrösse, Dotter- und bei pigmentierten Eiern auch Pigmentgehalt besteht (cf. Brachet p. 115), so scheint mir wenigstens für die Amphibien doch der Beweis vollkommen zu fehlen, dass es sich um wirklich so sehr verschiedene Elemente

handelt. Der Unterschied bildet sich erst während der Furchung deutlich aus und ist am Schluss derselben keineswegs so ausgeprägt, dass man an den Übergangsstellen oder in isoliertem Zustande die beiden Zellarten auseinander halten könnte, ja man kann bisweilen direkt beobachten, wie sich aus den fertig gebildeten Keimblättern noch Zellen aus dem einen ins andere einreihen; selbst wenn diese Erscheinung etwas Pathologisches, Anomales darstellen sollte, bleibt dieser Einwand, der aus ihr abzuleiten ist, bestehen.

Zudem läuft schliesslich alles, was man als Unterschied zwischen den Zellarten angibt, nur auf eins hinaus, nämlich darauf, ob es sich um schnellergefurchte, ihr mitgebrachtes Nährmaterial mehr oder weniger schnell aufzehrende und somit früher differenzierte oder um langsamer wachsende, träge, mit Dotter noch stark beladene Elemente handelt; es beruht das darauf, dass sich die Intensität der Furchung von oben nach unten allmählich vermindert, und warum die oberen Zellen gerade die lebendigeren sind, dafür lassen sich die mehrfachen, bekannten allgemeinphysiologischen Gründe anführen.

In dieser Darstellung ist auch meine Anschauung von der Natur der Zellen innerhalb der Randzone gegeben. Ich halte sie weder für reine Mikromeren noch für reine etwa durch einige Teilungen verkleinerte Makromeren und nehme auch nicht an, dass eine Mischung beider sie zusammensetzt. Nach meiner Auffassung sind sie Abkömmlinge der von vornherein in etwa der Äquatorhöhe belegenen Elemente, die, ohne dass irgendwie eine scharfe Grenze vorhanden wäre, den Übergang der Mikro- in die Makromeren vermitteln und die die Charaktere beider in abgemindertem Grade zeigen.

In die Zeit der Blastula hinein — wenn man darunter die Zeit vor dem Auftreten irgend einer äusserlich erkennbaren Erscheinung der Gastrulation versteht — fällt noch der Beginn der Entwickelung der beiden primären Keimblätter. In dieser

Zeit handelt es sich nur um den Beginn der Entwickelung dieser Embryonalanlagen, die eigentliche Ausbildung findet namentlich beim Entoblast gleichzeitig mit der des Blastoporus statt. Es ist aber nicht möglich, in übersichtlicher Weise die Entwickelung der beiden primären Keimblätter neben der des Blastoporus gleichzeitig zu beschreiben. Daher stelle ich die Beschreibung der Ektoblast- und Entoblastentwickelung in zwei besonderen Abschnitten voran. Die Berechtigung zu dieser Trennung gibt besonders der Umstand, dass es sich bei Alytes deutlich zeigt, dass der Eintritt nicht nur der Ektoblastbildung, sondern auch der Entoblastbildung zeitlich vor dem Eindringen des Blastoporus liegt. Darin prägt sich natürlich eine gewisse Unabhängigkeit dieser Vorgänge von der Blastoporuseinsenkung aus. Allerdings fällt selbst der Beginn dieser Prozesse in einen ziemlich eng begrenzten Zeitabschnitt; und offenbar stehen diese Vorgänge doch in innigem Zusammenhange mit einander und beeinflussen und bedingen sich gegenseitig in mannichfacher Weise.

b. Ektoblastentstehung.

Gegen Ende des Blastulastadiums beginnt unter immer fortschreitender Verkleinerung der Elemente eine Verdünnung des Furchungshöhlendaches einzutreten, und zwar in der Art und soweit, dass die Zellen in zwei Reihen niedriger Kegel, die mit ihren spitzen Enden in die andere Reihe eingreifen, oder in zwei Schichten über einander liegender Würfel angeordnet sind. Es bleibt dabei wegen der exzentrischen Lage der Furchungshöhle die allmähliche Dickenzunahme der Wand nach der Seite bestehen in der Weise, dass allmählich die zweifache Zelllage in eine mehrfache übergeht. Die Verdünnung, die vom Zentrum des Daches her beginnt und nach den Seiten allmählich hin vorschreitet, ist der Grund, weswegen man makroskopisch im Oberflächenbild in einem allmählich sich vergrössernden kreisförmigen

Bezirk des Daches die Furchungshöhle durchscheinen sieht. Da die Teilung der äusseren Zellen in tangentialer Richtung, die auch für die Zellen der unteren Schicht jetzt Gesetz wird, nur eine Verkleinerung der Elemente, nicht auch eine Verdünnung der Wand bedingen kann, müssen sich die Zellen der inneren Schichten zwischen die der äusseren einreihen. Mit der Anordnung der Elemente in zwei Reihen hat die Verdünnung noch keineswegs ihren höchsten Grad erreicht. Die schon differenzierten Zellen teilen sich weiter; da die Zweireihigkeit gewahrt bleibt, und die einzelnen Zellen zunächst noch keine grössere Höhe aufweisen, — etwas später gewinnen allerdings die Zellen der unteren Reihe eine grössere Höhe — muss die Wandverdünnung noch mehr zunehmen. Daneben muss sich aber noch die von dem kleinzelligen, zweireihigen Epithel, der Anlage des Ektoblasten, eingenommene Oberfläche relativ zum Ei stetig vergrössern, zumal das Fortschreiten des im Zentrum beginnenden Prozesses nach den Seitenwänden immer grössere Mengen von Zellmaterial der Verdünnung anheimfallen lässt; der Prozess rückt an der Hinterwand am schnellsten und weitesten vor, sodass hier die Verdünnung tiefer als an den übrigen Wänden herabreicht. Während der Ausdehnung des Ektoblastes finden sich Zellteilungen an allen Stellen des Daches; besonders intensiv sind die Wachstumsprozesse in jedem der hierher gehörigen Stadien gerade an der Stelle, wo die zweireihige Wandung übergeht in eine drei- und mehrschichtige Lage von Mikromeren. Es scheint in dieser kreisförmigen, allmählich nach abwärts vorrückendenden Zone also ein nicht unwichtiges Zentrum für die Oberflächenvergrösserung des Ektoblasten zu liegen; auch in späteren Stadien, in denen die beiden ersten Keimblätter als deutlich entwickelte Lagen bestehen, kann man an der Übergangsstelle des zwei- in den mehrreihigen Ektoblasten auffallend zahlreiche Kernteilungsbilder finden. Wenn man will, kann man in dieser Zone den

Übergang des Ektoblasten in die Randzone erblicken, welche auch gegen ihn nicht scharf abgegrenzt ist.

Die für die wachsende Ausdehnung des Ektoblastes nötige Vergrösserung seiner Oberfläche kann zwar z. T. schon durch das Wachstum des Eies im ganzen mitbeschafft werden, allerdings allein kann diese nicht ausreichen; das Ektoblastwachstum ist so intensiv, dass damit das Eiwachstum nicht Schritt halten kann. Dazu kommt, dass das Wachstum des Eies selbst nicht beträchtlich sein kann. Direkte Messungen der Grösse sind für diese Frage wegen der an sich verschiedenen Grösse der Eier wenig beweisend. Man muss aber erwarten, dass die Umhüllungshäute des Eies ein irgendwie bedeutenderes Eiwachstum nicht zulassen.

Andererseits lässt sich eine relative Ausdehnung der kleinen Zellen über das Ei direkt konstatieren schon in den Blastulastadien, aber auch die gegebenen Abbildungen (Fig. 1—8) veranschaulichen diese Erscheinung Schritt für Schritt, und zwar besonders gut für die vordere Seite; der an der Hinterseite belegene Blastoporus ist insofern unabhängig und ohne Einfluss auf die Erscheinung, als hier ein Hemmnis für die weitere Ausdehnung in der späteren Zeit besteht. Solange die hintere Blastoporuslippe noch nicht entwickelt ist, zeigt sich auch hier hinten, dass der Ektoblast unter Verdünnung der Wand sich nach abwärts weiter ausdehnt.

Die relative Oberflächenvergrösserung muss logischer Weise statthaben, da die unteren Zellen träge bleiben und sich wenig aufteilen, wenn nicht die Furchungshöhle ins Ungemessene wachsen soll, was übrigens schon die Eihäute verhindern.

Wenn man für einen Augenblick die tatsächlich nachweisbaren Erscheinungen ausser Betracht lässt, so wären dreierlei Möglichkeiten denkbar, auf welche Weise sich das Oberflächenwachstum der epithelisierten kleinzelligen Schicht vollzöge. Es wäre

denkbar, dass fortschreitend an den Rändern der zum Epithel ausgebildeten Schicht sich die Makromeren in kleinere Elemente durch Teilung umwandelten, und so ein appositionelles Wachstum die grössere Ausdehnung des Ektoblasten herbeiführte (Delamination). In dem Vorhandensein der Übergangszone könnte eine oberflächliche Betrachtung einen Grund für diese Annahme erblicken; man müsste aber dann unbedingt erwarten, am unteren Ende der Übergangszone und besonders in den hinter, resp. unter und nach einwärts von ihr belegenen Makromeren intensiven Teilungsprozessen zu begegnen; davon ergibt sich keine Spur. Eine andere Möglichkeit wäre die, dass eine bis zu einem gewissen Grade fertige, aus den Mikromeren entstandene Schicht sich über die Makromerenmasse herüberschöbe, der Ektoblast wüchse darnach allerdings auch durch ein expansives Wachstum infolge Teilung seiner eigenen Elemente. Gegen diese Anschauung spricht die Erscheinung, dass man tatsächlich nicht einen freien, sich zuspitzenden und über das Ei schiebenden Rand des Ektoblasten findet, sondern dass gerade gegen die Makromeren hin ein allmählicher Übergang stattfindet, dass die Ektoblastkuppel mit einer beträchtlichen Verdickung (der Randzone) und Verbreiterung auf der unteren Hemisphäre sich aufstülpt. Es finden sich auch nicht am Ende der Übergangszone die stärksten Wachstumsprozesse, sondern, wie schon erwähnt, am Übergang des fertigen Ektoblasten in die Randzone, in dem oberen Teile derselben.

Die dritte Möglichkeit, nach der ich mir die Ektoblastbildung vorstelle, wäre die eines interstitiellen Wachstums. Ich denke mir die Ausbildung der Epithelschicht vom oberen Pol her mit Verdünnung der Kuppel beginnend und nun unter z. T. noch fortschreitender absoluter Verdünnung der Wandung infolge weiterer Teilung der Elemente dieses schematisch schon fertigen Ektoblasten so nach den Seiten hin vorrückend, dass infolge der grössten Intensität des Wachstums am Rande des

jeweilig fertigen Ektoblasten sich der Wachstums- und Differenzierungsprozess innerhalb der Mikromeren über das Ei herüberschiebt.

Da nun hierdurch die Oberfläche der epithelartigen Lage sich stetig vergrössern muss, wird die Übergangszone gerade infolge der Ausdehnung des Ektoblastes über die Kuppel herüber gedrängt, geschoben durch den sich erstreckenden Ektoblast. Man kann den Ektoblast auch, indem man nur den Standpunkt wechselt und die Beobachtung umdreht, herleiten nach dieser Auffassung durch Wachstum aus der Übergangszone (= Primitivstreifen-Anlage s. u.) heraus. Die Wachstumsrichtung des Ektoblastes wäre dann nach dem oberen Pol gerichtet, und rückwirkend müsste die Übergangszone nach abwärts gegen die Makromeren gedrängt werden. Diese werden als träge Masse dem starken Wachstumsdruck keinen grossen Widerstand entgegensetzen, zumal da sie durch viele Interstitien gelockert sind, und sie gegen die Furchungshöhle hin dem Drucke nachgeben und ausweichen können. Gerade infolge und während der Ektoblastbildung schiebt sich also meiner Vorstellung nach die Übergangszone in ähnlicher Weise wie später die Blastoporusrinne (die, wie sich zeigen wird, nichts ist als die Begrenzung der Übergangszone nach unten) über die Oberfläche des Eies vor, natürlich sobald sie über den Äquator (Fig. 2) hinaus ist, unter steter Verkleinerung ihres Radius. Dabei drängt sie die zwischen ihren Rändern jeweilen belegenen Makromeren, zusammen, und wenn die Kompression nicht mehr möglich ist, drängt sie dieselben nach einwärts zurück, denn nur dahin können dieselben wegen der Eihäute ausweichen. Es ist klar, dass in den Blastulastadien, wo die Orientierung so sehr erschwert ist, nur unvollkommen das Vorschieben der Übergangszone zu erkennen ist. Andeutungen dafür lassen sich aber auch hier bemerken, indem die Randzone mit der fortschreitenden Verdünnung nach abwärts bis gegen den Äquator rückt; deut-

licher lässt sich das erkennen, sobald mit der Entstehung der Blastoporusrinne hinten in der Medianlinie ein mindestens relativ fixierter Punkt für die Orientierung geschaffen ist. Die Übergangszone zieht sich, soweit in ihrem Bereich noch keine Urdarmeinsenkung besteht, in von da ab deutlich erkennbarer Weise nach hinten, median- und abwärts zusammen. An den Sagittalschnitten (Fig 2—5) rückt sie immer tiefer von etwa 170° Abstand bei Beginn der Einsenkung bis auf 80—90° zu dem Zeitpunkt, wann sich die Blastoporusrinne zum Kreise geschlossen hat. Nach der Vereinigung der freien Enden der Blastoporusrinne (Stadium V, Fig. 6) tritt in der Art des Ektoblastwachstums keine Änderung ein, nur dass sich nicht mehr die Übergangszone, sondern der aus ihr hervorgegangene Blastoporusrand zusammen zieht, und diese Zusammenziehung beruht auch noch in dieser Zeit nur auf dem interstitiellen Wachstum des Ektoblasten. So wäre für diese Zeit auch die allein mögliche Erklärung für die Ausdehnung des Ektoblasten geben. Darin, dass es nach dieser Auffassung gelingt, auch die weitere Ausbildung des ersten Keimblattes vom ersten Beginn bis in die Zeit des dreischichtigen Keimes hinein aus demselben indifferenten Material herzuleiten, aus dem auch später die anderen Keimblätter ihren und ihrer Organe Zuwachs erhalten, darin liegt für mich das Bestechende derselben, und darin berührt sie sich zugleich mit der Ansicht der Autoren (Lwoff, Brauer), die Mesoblast und Primitivstreifen aus dem Ektoblast entstehen lassen.

Der in dieser Art angelegte Ektoblast wird allmählich und zwar besonders im oberen Teile des Eies weiter ausgebildet; dabei läuft die weitere Differenzierung in den oberen und hinteren Teilen, als den älteren, der in den jüngeren Partien voran.

Es handelt sich fernerhin darum, dass sich die äusseren Zellen abplatten — sie werden zur »Deckschicht« — die inneren

nehmen allmählich Zylinderform an, sie liefern die »Grundschicht«. Ein Spalt tritt zwischen beiden Schichten nicht auf. Dieser Prozess beginnt kurz vor oder mit der Blastoporuseinsenkung und entwickelt sich, indem der Unterschied zwischen den beiden Zelllagen sich mehr und mehr ausprägt, allmählich weiter.

Die Zweischichtigkeit des Ektoblasten erhält sich dauernd[1]); auch in den Stadien mit schon geschlossenem Medullarrohr und entwickeltem After findet man den Ektoblasten zweischichtig. Um die Zeit haben sich allerdings auch die Zellen der Grundschicht abgeplattet, und an einzelnen Stellen, z. B. an dem ventralen Dotterüberzug, sind die Zellen äusserst platt. Die verschiedene Dicke des Ektoblasten an verschiedenen Partien der Eioberfläche beruht immer nur auf der örtlich und zeitlich verschiedenen Höhe seiner Zellen, nicht auf einer verschiedenen Schichtung.

Bei der zuletzt gegebenen kurzen Skizzierung der Weiterentwickelung des Ektoblastes musste schon in die Zeit der Gastrulaperiode übergegriffen werden; das wird auch im folgenden Kapitel, das von der Entoblastentwickelung handelt, notwendig sein. In der Blastulazeit *beginnt* nur die Entwickelung des Dotterentoblastes, der Hauptteil seiner Entwickelung und seine weitere Ausbildung fällt in die Gastrulazeit und später.

c. Entstehung des Dotterentoblastes.

In der letzten Zeit des Blastulastadiums, wenn durch die geschilderte fortschreitende Verdünnung der oberen Wandung die später als Ektoblast zu bezeichnende Lage schon eine beträchtliche Ausdehnung gewonnen hat und etwa über der oberen Hälfte des Eies entwickelt ist, dann fangen die oberen

1) Dabei ist natürlich abgesehen von der Ausbildung des Nervensystems.

Lagen des Furchungshöhlenbodens an sich zu lockern, und es erscheint am hinteren Ende der Furchungshöhle am Boden ein Zellenhügel, der die Tendenz hat, sich allmählich an die sich weiter verdünnende Aussenwand anzulegen (Fig. 1). Es spitzt sich dadurch zunächst der hintere Winkel der Furchungshöhle zu und schrumpft dann, je mehr sich der Wulst an den Ektoblast anlegt, allmählich zu einem zwischen dem Ektoblasten und der sich bildenden inneren Zelllage belegenen Spalt zusammen, welcher sich in die Furchungshöhle nach oben und vorn hin öffnet und also ganz dem hinteren Furchungshöhlenwinkel entspricht. Der Zellenbuckel verliert sich nach den Seiten zu in dem Zellenmaterial (Randzone), das am Boden der seitlichen Furchungshöhlenwinkel gelegen ist. Auch diese Winkel sind zugeschärft, wie man sich an Querschnitten durch solche Stadien überzeugen kann, welche wegen der Schwierigkeit der Orientierung gut natürlich nur schwer zu erhalten sind (Fig. 17).

Die Stelle, an welcher sich der Vorgang abspielt, ist das hintere Ende des Eies; das geht aus dem Vergleich mit den ersten Blastoporusstadien hervor, in welchen nur in den hinteren Partien eine Zellzacke, meistens angelegt an den Ektoblasten, bisweilen aber auch noch nicht ganz an die Aussenwand angelagert, vorkommt. Mit Hülfe dieses Zellenwulstes ist es also gegen Ende der Blastulazeit möglich, sich noch leichter in der Serie über die Medianebene zu orientieren, als es bis dahin die mehr oder weniger starke Entwicklung der Randzone gestattete; ja diese Erscheinung ermöglicht die Orientierung über vorn und hinten sogar am ganzen Ei nach dem weiter oben entwickelten Prinzip (siehe Oberflächenbilder).

Sehr rasch folgt nun auf dieses Heraufwachsen der inneren Zelllage auch die Einsenkung des Blastoporus. Je mehr dessen Entwicklung vorwärtsschreitet, in um so grösserer Ausdehnung zieht sich an der Innenseite der Dotterentoblast hinauf und um so mehr setzt sich dieser Prozess auch auf die seitlichen Partien

des Eies fort. Im Zusammenhang mit dem zuerst gebildeten hinteren Teil erhebt sich dann auch entlang den Seitenwänden die innere Zelllage, welche dadurch auch hier zwischen sich und dem Ektoblasten nur einen spaltförmigen Raum von den Furchungshöhlenwinkeln übrig lässt und nun selbst die innere Auskleidung des Hohlraumes übernimmt. Wenn der Prozess sich an den Seitenwänden der Furchungshöhle entlang geschoben hat, langt er endlich auch vorn an; das Ganze spielt sich in ziemlich kurzer Zeit ab (vergl. Fig. 1, 2, 3) und dann wächst von allen Seiten diese innere Lage von Zellen, am meisten natürlich hinten, wo sie am ältesten ist, gegen die Mitte des Daches vor (Fig. 5). Schliesslich müssen die freien Ränder der Schicht zusammentreffen und verschmelzen (Fig. 6—8), und damit ist die Keimhöhle überall von einer doppelten Zelllage ausgekleidet, dem Ektoblasten und dem Dotterentoblasten, wie ich in Anlehnung an andere Autoren das innere Blatt nenne, resp. nach unten d. h. unterhalb des Äquators dem Ektoblasten und den Makromeren. Ihr Hohlraum ist dann in zwei gegeneinander nunmehr getrennte Abschnitte zerfallen, nämlich einmal dem feinen Spalt zwischen Ektoblast und Dotterentoblast resp. Dotter, und ferner dem in der Mitte noch übrig gebliebenen Abschnitt der eigentlichen Keimhöhle, die jetzt völlig vom Ektoblasten abgedrängt ist und innerhalb einer Zellmasse liegt, welche oben vom Dotterentoblast, unten von den Dotterzellen gebildet wird.

Es ist dabei wichtig zu bemerken, dass überall in dem ganzen Umkreis des Eies der Dotterentoblast früher entsteht als an der gleichen Stelle sich der Blastoporus einsenkt. Das ist für den hinteren Abschnitt durch das Stadium, von dem Fig. 1 stammt, bewiesen, das ist an den seitlichen Schnitten sehr junger Blastoporusstadien zu sehen, und das lehren besonders schön für den vorderen Teil Bilder wie die Fig. 2—6 deutlichst.

Wenn man nun die Frage nach der Herkunft des Materiales, aus dem sich der Dotterentoblast bildet, aufwirft, so ist die

Antwort allerdings etwas schwierig. Eine präzise eindeutige Antwort lässt sich überhaupt nicht geben. Bilder wie Fig. 1 und Fig. 3 vorn sprechen für eine Beteiligung der am Furchungshöhlenboden belegenen Makromeren. Dadurch würde durch diese grösseren, dotterreicheren Zellen ein Transport von Nährmaterial unter die äusseren Zellen gewährleistet. Diese haben nämlich den ihnen mitgegebenen Dotter allmählich aufgezehrt und sind auf die Zufuhr neuen Nährmateriales nach und nach angewiesen, das sie aus dem verflüssigten Dotter dieser neuen Zellen ziehen können. Vielleicht hat das Dotterentoderm (und später das primäre Entoderm) überhaupt die Bedeutung, den Stoffersatz in den Ektoblastzellen, welche wegen ihres intensiveren Wachstums so viel mehr verbrauchen, zu ermöglichen, zunächst aus dem eigenen Vorrat, später aus den in der Urdarmflüssigkeit enthaltenen Nahrungssäften, die in irgend einer Weise auch ihren Ursprung von dem im Ei enthaltenen Dotter nehmen müssen.

Andererseits lässt aber die einfache Überlegung, dass der Dotterentoblast von der Stelle seinen Ausgang nimmt, an der die Randzone belegen ist, — sie erstreckt sich ja allerorten unter den Winkel der Furchungshöhle herunter —,. daran denken, dass auch diese für den Aufbau des Dotterentoblastes Material liefert. Bilder, wie Fig. 2 hinten und vorn, oder 3 und 4 vorn, stützen diese Ansicht, und auch der Umstand, dass der Zusammenhang des Dotterentoblastes mit dem übrigen Zellmaterial stets ein doppelter bleibt, mit der Randzone und den Makromeren, spricht für die Berechtigung der zweifachen Herleitung seines Materiales. Bei Rana sind die Zellen des Dotterentoblastes z. T. pigmentiert (siehe die Photographie Brachets), das spricht ebenfalls für ihre teilweise Abstammung aus der Randzone.

Es geht aber aus der Fig. 1 und ähnlichen Schnitten hervor, dass es sich nicht um eine Differenzierung und Spaltbildung in

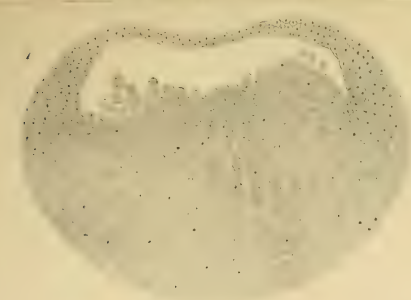
der Randzone handelt, sondern dass der Zellbuckel sich bildet dadurch, dass sich der Furchungshöhlenboden an die Hinterwand anlegt. Man kann zuweilen auch in jungen Blastoporusstadien den Winkel zwischen Dotterentoblast und Ektoblast als solchen deutlich vorfinden, die Anlagerung und Spaltbildung braucht durchaus nicht sehr rasch zu erfolgen.

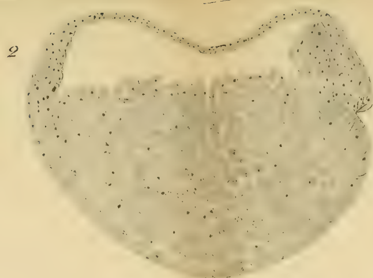
Ich muss auch jetzt noch diese Anschauung gegenüber Brachet, der bei Rana die Entstehung durch Differenzierung innerhalb der Randzone annimmt, aufrecht erhalten. Wenn auch bei Rana die Zeit zwischen dem Auftreten des Dotterentoblastes und der Blastoporuslippe viel kürzer sein mag oder beide Vorgänge überhaupt zusammenfallen, so ist doch nicht anzunehmen, dass diese fundamentalen Veränderungen des Eies bei so nahe verwandten Tieren so wesentlich verschieden verlaufen sollten.

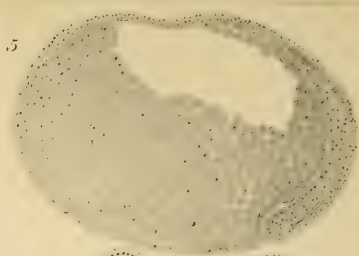
Die Schwierigkeit, die beiden Möglichkeiten des Entoblastursprunges abzugrenzen, beruht darauf, dass die in Frage kommenden Zellindividuen der Makromeren und der Übergangszone keine markanten Verschiedenheiten gegen einander aufweisen, das zeigt aber auch, dass eine strikte durchgeführte Trennung des Ursprunges aus dem einen oder dem anderen Material nur untergeordnete Bedeutung hat; es handelt sich eben um Zellen, die etwas mehr gefurcht sind als die grosse Masse der trägen Makromeren und von den schneller gefurchten sind es die den Makromeren am nächsten stehenden.

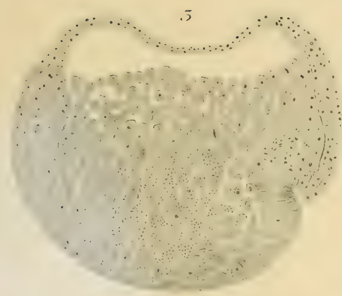
Ich wiederhole hier den Hinweis auf das Interesse, das der Umstand besitzt, dass man auf diese Weise die beiden primären Keimblätter wenigstens z. T. auf das gleiche oder nahe verwandtes Material zurückführen kann.

Was nun den Modus der Entstehung des Dotterentoblasten anlangt, so muss es sich um eine Bewegung der Zellen handeln, und es kann nur zweifelhaft sein, ob diese Erscheinung durch aktive Wanderung der einzelnen Furchungskugeln hervorgerufen

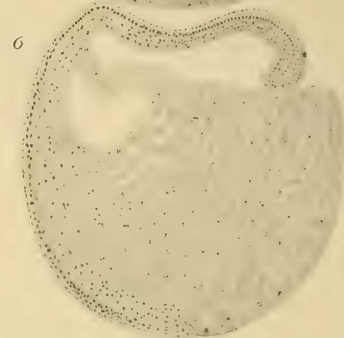




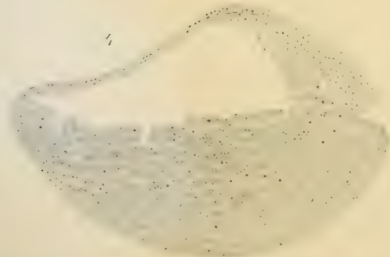


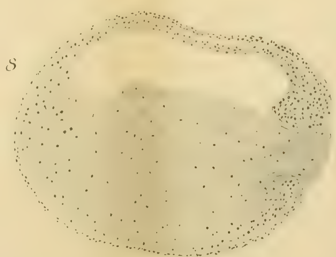














Seemann del.

wird — isolierte in Flüssigkeit suspendierte Makromeren sind einer schwerfälligen amöboiden Bewegung fähig, davon kann man sich leicht überzeugen, — oder ob es sich um eine Bewegung der Zellenmasse in toto handelt. Die ganze Form der Erscheinung spricht viel mehr für letzteres. Man kann aber wegen des Fehlens ausgeprägter Wachstumserscheinungen (Kernteilungsfiguren an den fraglichen Stellen) direktes Wachstum grösstenteils ausschliessen; vielmehr erwecken die Bilder, die man zu Gesicht bekommt, den Eindruck, als ob die Zellenmasse wenigstens im Anfang nach oben gepresst werde. Gegen einander beweglich sind diese Zellen, und für diesen Entstehungsmodus kann man die Kraft verantwortlich machen, welche das Wachstum des sich verdünnenden und sich ausbreitenden Ektoblasten ausübt, es muss durch diesen Wachstumsdruck die Furchungshöhle abgeflacht und die trägen unteren Zellen zusammengedrückt werden, so lange bis sie gegen die Furchungshöhle hin ausweichen; das ist die einzige Möglichkeit, die sie haben.

Jedenfalls kann man mit Sicherheit sagen, dass für unser Tier wenigstens nicht die Blastoporuseinsenkung das ursächliche Moment abgeben kann, denn an jeder Stelle, auch hinten, hinkt ihr Auftreten der des Dotterentoblastes nach, vorn sogar recht beträchtlich, und für diesen Abschnitt ergeben die von anderen Tieren vorliegenden Untersuchungen dasselbe. Wenn man einen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen konstruieren will, muss er umgekehrt sein, und der Umstand, dass hinten und auch noch seitlich die Blastoporuseinsenkung der Dotterentoblastbildung sehr rasch folgt, weist mit einiger Wahrscheinlichkeit darauf hin, dass für ihre Entstehung die gleiche Ursache maſsgebend und bedingend ist.

IV. Blastoporus.

Über die äusseren Veränderungen, welche sich mit der Blastoporusbildung abspielen, ist weiter oben im Kapitel »Oberflächenbilder« berichtet worden. Die aus dem Studium der Schnittserien sich ergebenden Tatsachen folgen in diesem Abschnitt, und zwar nur die den Hohlraum und seine Begrenzung betreffenden Ergebnisse, während die Mesoblastentstehung, seine weitere Umwandlung und die damit im Zusammenhang stehenden Fragen im letzten Kapitel abgehandelt werden sollen.

a. Blastoporusbildung.

In die Beschreibung eines Eies, das die erste Blastoporuseinsenkung in Gestalt der hinteren Querrinne zeigt, nehme ich zunächst noch einmal zusammenfassend das Verhalten der primären Keimblätter in dieser Zeit auf.

An der Decke der Furchungshöhle findet sich der zweireihig angeordnete Ektoblast. Die basale Makromerenmasse besteht, da sie sich nur langsam weiterfurcht, in den unteren Lagen aus grossen, meist polygonalen Zellen, die z. T. ziemlich fest aneinandergefügt sind, sich aber in den meisten Schnitten wohl gegeneinander abgrenzen lassen. Die obersten, die Furchungshöhle zunächst begrenzenden Zellen sind etwas kleiner, durch vielfache Lücken und Spalten aufgelockert, darum leichter abzugrenzen und meistens von rundlicher Gestalt. Vorn ziehen vom Dach der Furchungshöhle nach dem Boden derselben die Zellen als ein einfaches Blatt herab, vielleicht auch hat die Zellenmasse sich gegen früher etwas verdünnt, sie ist aber stärker als der Ektoblast an der Hinterseite, dagegen schwächer als die Hinterwand im ganzen. Hier hat sich der vom Boden der Furchungshöhle in den letzten Blastulastadien sich erhebende

Zellwulst an die frühere Hinterwand angelegt oder ist im Begriff es zu tun (Fig. 2). Es besteht also an dieser Stelle die Wand der Furchungshöhle aus zwei Zelllagen, welche durch einen nach der Furchungshöhle offenen Spalt getrennt werden, und dieses Verhalten setzt sich von hinten eine Strecke weit an den Seitenwänden entlang fort, bis sich die innere Lage in den Zellen am Boden des Furchungshöhlenwinkels verliert; beide Zelllagen gehen also überall in die Randzone über und hängen durch diese und in dieser zusammen.

Die in diesem Stadium neu auftretende Querrinne ist zunächst natürlich nur auf den mittleren Längsschnitten zu erkennen. Man bemerkt an Sagittalschnitten (Fig. 2), dass die obere Begrenzungslinie der Grube steil, konvex gegen die Grube, abfällt, während die untere allmählich und geradlinig in den Hauptkontur des Eies wieder übergeht, was sich auch bei makroskopischer Betrachtung des Eies in dem mehr prominierenden Wulst des oberen Randes geltend macht.

Die Tiefe der Grube wird eingenommen von eigentümlich langgestreckten Zellen (Fig. 2 und 2 a) von Keulenform; mit dem spitzen Ende reichen sie an die Oberfläche heran, das stumpfe ist gegen das Eiinnere gerichtet. Auf Horizontalschnitten, die den Blastoporusrand senkrecht treffen, erscheinen diese Zellen in derselben langen Form, die also durch den Vergleich mit einer Keule oder Flasche richtig bezeichnet ist.

Ein scharfer Gegensatz der Zellen der oberen und unteren Wand der Blastoporusrinne besteht nicht; nach abwärts befinden sich zwar nur grosse Dotterzellen, nach oben bedeutend viel kleinere Elemente, aber der Übergang ist eben durch die Zellen am Grunde ein allmählicher; nicht nur der Grösse nach, auch bezüglich des Kerns, des relativen Dotterreichtums, der Dotterkorngrösse zeigen sie keine wesentlichen Unterschiede. Weiter nach abwärts schliessen sich die typischen Makromeren an, von hoch kubischer Gestalt; die nächsten zeigen eine etwas abweichende

Form, indem sie sich an die keulenförmigen Zellen des Blastoporusgrundes anschmiegen und deswegen eine nach oben spitzig auslaufende Ecke besitzen. Es scheinen mir diese Zellenformen am Grunde des Blastoporus der morphologische Ausdruck einer Bewegungserscheinung innerhalb dieser Zellenmasse zu sein. Diese auffällige Formveränderung der Zellen tritt plötzlich gerade im ersten Beginn der Urdarmeinsenkung auf; an den seitlichen Partien (Fig. 2b) und ebenso an der vorderen Urdarmeinsenkung (Fig. 6, 7), das sei gleich hier erwähnt, treten diese Zellformen sofort mit der grubenförmigen Einsenkung in derselben Weise auf. Die Bewegung der Zellen ist so zu denken, dass dieselben die Lücke auszufüllen streben, welche durch die Verlagerung des den Dotterentoblast liefernden Materials gebildet wird; dabei sei bemerkt, dass die Bewegung auch dieser Makromeren keineswegs eine aktive zu sein braucht, sie könnte sehr wohl ebenfalls in der Kompression durch den Ektoblasten ihren Grund haben. Dass an dieser Stelle sich Bewegungserscheinungen in den Makromeren abspielen, ist übrigens durch die photographischen Untersuchungen von Kopsch, Wilson u. a. genugsam bekannt. Ähnliche Zellformen finden sich auch in den Abbildungen von den Blastoporusstadien anderer Tiere; der einzige, der auf sie aufmerksam gemacht hat und sie ebenfalls als Bewegungsformen deutet, ist m. W. vor kurzem Morgan gewesen.

Der Blastoporus bildet sich also am Ende der Übergangszone, deren Zellen grösstenteils oberhalb der Rinne liegen bleiben, ein Teil derselben findet sich am Grunde der ersten Einsenkung; weiter nach abwärts liegen ausschliesslich Makromeren. Das zeigen auch seitliche Längsschnitte recht gut; an den letzten seichten Ausläufern der Rinne findet man die jüngsten Formen der Einsenkung; ein Analogieschluss auf das Verhalten in der Mittellinie ist deswegen ohne weiteres gestattet, weil sich ja seitlich die gleichen Erscheinungen, welche sich in früheren Stadien median abspielten, wiederholen. Fig. 2b stellt die

fragliche Stelle eines derartigen seitlichen Längsschnittes dar von einem Ei, das noch etwas jünger war als das in Fig. 2 und 2 a abgebildete. Man erkennt, wie sich die Grube bildet ein wenig oberhalb der Makromeren, noch innerhalb aber am Ende der Randzone. Die Angabe von O. Schultze und von Kopsch, dass an der Stelle, die durch die kleinsten Zellen ausgezeichnet ist, der Blastoporus entstünde, trifft also für unser Tier nicht zu.

Die Übergangszone, welche durch die Blastoporusbildung nun scharf gegen die Makromeren abgesetzt wird, reicht nach oben noch eine beträchtliche Strecke hinauf. Der Aufbau der Hinterwand aus zwei Zelllagen beginnt erst 6—12 Zelllängen oberhalb der Blastoporusrinne, und das letzte Stück der äusseren Schicht rechnet man wohl am besten auch noch der Randzone zu, da es noch nicht fertiggebildeter, zweireihiger Ektoblast ist. Dass ein Einwachsen von Ektoblastzellen in den Blastoporus hinein statthätte, kann ich für Alytes keinesfalls zugeben. Denn der fertige Ektoblast reicht bei weitem nicht bis an die Rinne herunter; in den untersten Zellen der Randzone fehlt jedes Zeichen einer intensiven Zellvermehrung oder Zellbewegung und die Zellen, welche den primären Entoblasten bilden, sind viel grösser und dotterreicher als selbst junge Ektoblastelemente.

Die Randzone selbst ist auch jetzt noch hinten am stärksten entwickelt, das bleibt auch dauernd so; sie erstreckt sich um diese Zeit auf Horizontalschnitten ziemlich weit in den Dotter hinein; nach den Seiten zu verjüngt sie sich und überzieht in dieser Zeit der ersten Einsenkung des Blastoporus als ein kreisförmiges Band etwa den Äquator.

b. Weitere Entwicklung des Blastoporus.

Ektoblast und primärer Entoblast.

Wenn sich im Stadium II und III der Blastoporus zu einem Halb- und Dreiviertelkreis (Hufeisen) fortbildet, so vertieft sich die rinnenförmige Grube (Fig. 3) und verlängert sich zu einem

Spalt, dieser dringt weiter in das Innere des Eies vor und zwar in die Masse des Dotterentoblastes, dessen Weiterbildung und Heraufwachsen unter das ursprüngliche Furchungshöhlendach immer und überall dem Auftreten dieses Urdarmspaltes vorangeht. Indem die Richtung des Spaltes von der ursprünglich radiären Richtung nach oben hin abweicht, stellt er sich etwa parallel der Eioberfläche ein (Fig. 4, 5). Der Urdarm besitzt Calottenform entsprechend seiner äusseren Öffnung, der kreisförmigen Blastoporusrinne.

Darin liegt schon ausgesprochen, dass dieser Spalt von vorn herein offen ist, nur die das ganze Ei überziehenden Eihäute, zunächst also die Dotterhaut, trennen ihn von der Aussenwelt. Der von Lwoff gemachten Angabe, dass beim Axolotl nicht ein offener Spalt, sondern nur eine Differenzierungsgrenzlinie der Schichten bestände, stehen übrigens die von Houssay und Moquin-Tandon am gleichen Tier gemachten Beobachtungen entgegen. Jedenfalls ist die von Balfour auch für die Anuren wiedergegebene ähnliche Deutung nach den neueren Arbeiten über diese Tiere allgemein fallen zu lassen.

Seine grösste Ausdehnung besitzt der Urdarm immer noch vorn in der oberen Medianlinie, also an der Stelle, wo er zuerst entstand; an den Seiten wird die Einsenkung auch in den letzten Stadien, wo sich der Dotterpfropf noch draussen befindet, nie sehr tief. Der Urdarmspalt übersteigt in seinem seitlichen und unteren (ventralen) Teil nicht viel die Grösse, wie er sie in Fig. 3 median besitzt. Die in mehrfacher Lage den Urdarm oben auskleidenden unregelmäfsig gestalteten lockeren Zellen werden z. T. durch Aufreihung und Aneinandergliederung der schon an Ort und Stelle gelegenen Zellen des Dotterentoblastes entstanden sein; zu einem anderen Teile, namentlich in den hinteren Partien, scheinen sie mir aber mit grösster Wahrscheinlichkeit direkt aus den noch vorhandenen Zellen der etwas in die Länge gezogenen und dadurch verschmälerten

Übergangszone d. h. der Blastoporuslippe entstanden zu sein. Der die beiden ersten Keimblätter trennende Spalt reicht nämlich jetzt näher an den freien Rand der Blastoporuslippe heran als früher; der Abstand seines blinden Endes beträgt nur mehr 4—5 Zellbreiten. Dies scheint mir dadurch verursacht und erzielt zu sein, dass, da während der Urdarmbildung die Zellen der Randzone sich an seinem Dach ausbreiten, auch die unterhalb des fraglichen Spaltes belegenen Zellen sich in den Anfang des Urdarmdaches verzogen haben; dabei möchte ich andererseits ausdrücklich auf die Wahrscheinlichkeit eines Zuwachses, den der Ektoblast aus der Blastoporuslippe (Randzone) auch jetzt noch erfährt, hinweisen. Die Zellen des so entstehenden primären Entoblasten wandeln sich allmählich immer mehr in kleinere und immer mehr differente Zellen um, sie unterscheiden sich von den Dotterzellen, den nicht differenzierten Makromeren, durch ihre geringere Grösse, ihre mehr variable Form, — sie nehmen auch Spindel- und Sternform an — und durch den grösseren Gehalt an kleineren Dotterkörnern. Das Aussehen der Ektoblastzellen erreichen sie nicht, auch nicht das Aussehen junger Ektoblastzellen in den jüngeren Stadien. Durch Zufall habe ich bei der Doppelfärbung mit Karmin- und Pikrinsäure Präparate erhalten, in denen eine absolut verschiedene, gegensätzliche Färbung der beiden Zelllagen erschien. Ich habe dann besonders schön in den Stadien III—VI die Kontrastfärbung der beiden ersten Keimblätter durch bestimmte Abstufung und Kontrolle unter dem Mikroskop immer wieder erhalten können. Die Ektoblastlage zeigte einen schwach rosaroten Ton, der Entoblast erschien gelbbraun, die Dotterzellen waren etwas heller gelb. Die Möglichkeit dieser Färbung beruht vermutlich auf der mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Verflüssigung des Dotters in den Zellen.

Ein weiterer Grund, der mich den Ursprung des primären Entoblasten neben dem Dotterentoblasten auch noch in den

nicht differenzierten Teil der Randzone vermuten lässt, ist der, dass im hinteren Teile der Urdarmwand die innere Schicht median in der Regel eine Anschwellung zeigt (Fig. 4, 6). Höchst wahrscheinlich entspricht dieselbe der früher beschriebenen Verdickung der Randzone am Hinterende des Eies.

Übrigens fangen etwa vom Stadium IV ab die innersten, also die an eine freie Oberfläche anstossenden Zellen des primären Entoblasten an, sich enger aneinander zu schliessen, sich epithelial zu gruppieren; eine weitere Einteilung des primären Entoblastes oder eine durch Spaltbildung auftretende Trennung seiner Elemente in zwei Lagen, wie es O. Schultze für Rana mit dem Beginn der Gastrulation beschreibt, ist zunächst noch nicht zu konstatieren.

Die innere Schicht der Urdarmwandung geht an der Blastoporuslippe unter Vermittlung der in dieser gelegenen Zellen über in den Ektoblasten. Die Blastoporuslippe selbst besteht noch aus indifferenten Zellen, es sind das die zur Ekto- und Entoblastbildung noch nicht verbrauchten Elemente der Randzone, die ja vom Beginn der Blastoporuserscheinung an hier lagen, nur dass sie jetzt oben durch den Urdarm gegen die als »Dotterzellen« zurückbleibenden Makromeren abgegrenzt und von ihnen getrennt werden.

Ein »Umschlagsrand« im Sinne der Beobachtungen von Lwoff (Axolotl) und von Brauer (Hypogaeophis) oder gar von O. Schultze (Rana), nach dessen Ansicht sich die Deckschicht des Ektoblasten in den Entoblast und die Grundschicht in den Mesoblast umschlägt, existiert bei Alytes auch jetzt nicht, sondern in der Blastoporuslippe hört sowohl der Ektoblast wie der primäre Entoblast auf (wie bald darauf auch die Zellen des Mesoblastes); die Zellen des Randes selbst sind von Anfang an bis jetzt indifferenter Natur und haben nur mit den beiden Keimblättern eine bis zu einem gewissen Grade gemeinsame Abkunft. Mit anderen Worten: Die Zellen der Blastoporuslippe

sind weder Ektoblast noch Entoblast noch Mesoblast, sie sind nichts weiter als der Überrest der den Übergang vermittelnden Zellenmasse, die in den früheren Stadien als Randzone beschrieben ist; sie sind und bleiben durchaus indifferent, so weit sie nicht für das Wachstum der Keimblätter verbraucht werden. Ihre theoretische Bedeutung liegt darin, dass in ihrem Zellenmaterial die Keimblätter zusammenhängen, dass aus ihnen die Keimblätter abgeleitet werden können, aber dann beide resp. alle drei, nicht eines allein, und dass aus ihnen höchst wahrscheinlich die Keimblattanlagen neuen Zuschub an Zellen erfahren.

Die Blastoporuslippe hat somit den Charakter des Primitivstreifens; über die Mesoblastbeziehungen zu ihr kann erst im letzten Kapitel gesprochen werden. Die Randzone, welche im grossen und ganzen der Blastoporuslippe gleich zu setzen ist, da sie ja ihre Vorläuferin ist, kann aber doch mit dem gleichen Rechte nicht in Parallele zum Primitivstreifen gesetzt werden; denn die starke Beteiligung, die sie an dem Aufbau des Dotterentoblasten nimmt, passt zu den Leistungen, die sonst dem Primitivstreifen zukommen, nicht ganz. Der Primitivstreifen liefert zwar auch einen Teil des Entoblastes, aber nur den hinteren Teil; wenn es auch nicht abzusehen ist, wieviel Anteil die von der Randzone herstammenden Elemente des Dotterentoblastes an dem Aufbau des definitiven Entoblastes nehmen, so schätze ich denselben doch grösser, als dass ich die Parallele zwischen Randzone und Primitivstreifen schon in der früheren Zeit ziehen möchte.

c. Urdarm und Furchungshöhle.

Dotterentoblast und primärer Entoblast.

Die Begrenzung des Urdarms nach oben bildet im Anfange der primäre Entoblast, nach abwärts (ventral), wie schon zu Anfang, die Dotterzellen; nach vorn endigt das spaltförmige

Lumen blind und ist von der vor ihm belegenen und vor ihm nach vorn immer mehr vorgeschobenen Furchungshöhle getrennt durch eine Scheidewand, welche aus etwas kleineren, rundlichen bis spindelförmig gestreckten Zellen besteht, die eine Verbindung herbeiführen zwischen dem Dotterzellenmaterial am Boden von Urdarm und Furchungshöhle und den dorsalen Auskleidungen dieser Räume. Die Furchungshöhle wird mehr und mehr zweischichtig ausgekleidet, nur in einer kleinen kreisförmigen Zone etwas vor der Mitte des Daches bildet der Ektoblast (Fig. 5) noch die direkte Begrenzung, sonst bildet Dotterentoblast die unmittelbare Innenwand. Der Urdarm weitet sich mit seiner stetig nach vorn hin vorschreitenden Verlängerung vorn nach und nach aus, immer natürlich auf Kosten der Grösse der Furchungshöhle. Dadurch wird die trennende Wand beider Höhlen in die Länge gezogen und verdünnt; wahrscheinlich sehr bald reisst sie ein, sobald in einer der beiden Höhlen der Flüssigkeitsdruck grösser geworden ist, als in der andern; damit tritt dann eine direkte Kommunikation der bis dahin getrennten Höhlen ein. In Fig. 6, einem Sagittalschnitt durch ein Ei dieses Stadiums, erkennt man gut den Unterschied in der Stärke der massigeren dorsalen Furchungshöhlenwand und der des Urdarmes. Dieser Unterschied verschwindet allmählich und die noch stehen gebliebenen Reste der ursprünglichen Scheidewand, welche vom Dach und vom Boden her die Kommunikationsöffnung noch einengen, gleichen sich aus und ebnen sich, indem sich ihre Zellen denen der betreffenden Wände an- bezw. einreihen (Fig. 7, 8). An den Seitenschnitten des Eies von Fig. 6 geht die Scheidewand zwischen Urdarm und Furchungshöhle noch durch; es besteht also nur ein kleines Loch in der Mitte der Scheidewand, durch das die beiden Höhlen in Zusammenhang getreten sind; die Öffnung ist in den Präparaten erfüllt mit Niederschlägen aus der Höhlenflüssigkeit. Der Durchbruch der Wand muss sehr bald nach der Aufweitung des Urdarmes und

der vollständigen zweischichtigen Auskleidung der Keimhöhle erfolgen. Trotzdem ich danach gesucht habe, konnte ich kein Ei finden, an dem die beiden Höhlen noch getrennt, die Urdarmhöhle aber in der angedeuteten Weise vorn aufgeweitet war; andererseits war an den Eiern, in welchen beide Höhlen kommunizierten, die Keimhöhle überall zweischichtig ausgekleidet; und an solchen Eiern, an denen sich noch eine Lücke im Dotterentoblast der Furchungshöhle fand, war die Kommunikation noch nicht eingetreten. Die Kommunikation tritt ein zwischen dem Stad. IV—V, also etwa mit Schluss der äusserlich sichtbaren Rinne.

An den einschlägigen Serien des von mir neu untersuchten Materials war es regelmäfsig zur Kommunikation der beiden Höhlen gekommen; Gasser hat früher auch bisweilen beobachtet, dass die Furchungshöhle nicht in den Urdarm aufging, eine Zeitlang persistent blieb und dann allmählich in der Zellenmasse des Dotters verschwand. Vielleicht hat es sich dabei um kleinere Eier gehandelt, es verhielte sich dann unser Tier wie Rana esculenta, bei der ebenfalls nur bei grösseren Eiern Furchungshöhle und Urdarm verschmelzen.

Die Regel ist jedenfalls für Alytes, dass der Entstehungsmodus der »primitiven Darmhöhle« ein zweifacher ist. Es könnte auch scheinen, als ob die den Hohlraum auskleidenden Zellen zweierlei Ursprunges seien. Es ist aber oben gezeigt, wie einerseits der Dotterentoblast mindestens unter starker Beteiligung der Randzone sich bildet, und wie andererseits der definitive primäre Entoblast aus dem Material, das er in dem Dotterentoblast vorfindet, entsteht neben dem wahrscheinlichen Zuwachs, den er noch aus dem persistenten Rest der Randzone dauernd erfährt. Es findet sich also im Dotterentoblast am Dach der Keimhöhle, welcher allein für die Lieferung des Materiales für den vorn sich bildenden primären Entoblasten herangezogen werden kann, annähernd das gleiche Material vor, das auch im

hinteren Abschnitt der primitiven Darmhöhle den primären Entoblasten aufbaut, nur fehlt vorn der zweite resp. der fortdauernde Einfluss der Randzone. An sich wäre wohl daran zu denken, dass darauf mit die Verschiedenheit in der Bildung des dritten Keimblattes im vorderen und hinteren Teil der Embryonalanlage beruht, welche bald nach dieser Zeit sich zu dokumentieren beginnt. Allein wesentliche Bedeutung kann wohl a priori das Verschmelzen von Urdarm und Keimhöhle für die Entstehung der Keimblätter nicht haben, da es, wie oben erwähnt, Tiere (wahrscheinlich auch Alytes) gibt, bei denen in manchen Fällen Verschmelzen der beiden Höhlen eintritt, in anderen nicht.

Ventraler und seitlicher Urdarmabschnitt.

Der bisher beschriebene Teil des Urdarmes an der oberen Seite ist der älteste, bei weitem der Grösse und Bedeutung nach überwiegende, aber nicht der einzige. Vielmehr in der ganzen Zirkumferenz des mit dem Schluss der Rinne zum Kreise fertigen Urmundes (Fig. 6—8) bildet sich ein ähnlicher parallel der Oberfläche gerichteter Spalt in derselben Weise und bei gleichem Aufbau der begrenzenden Wandungen aus, wie er zunächst auch hinten und oben erscheint; nur dass der Spalt vorn (unten) lange nicht die Ausdehnung erlangt wie oben, und dass er an den Seiten, obwohl früher entstehend, sich nicht einmal zu ebenso grosser Ausdehnung entwickelt wie meistens unten. Vielleicht ist das Zurückbleiben an diesen Stellen begründet in der mechanischen Erschwerung der Vergrösserung, welche die Makromeren und der bis dahin entwickelte Hauptteil des Urdarmes mit seinen Wandungen jetzt ausüben. Es ist klar, dass hier an diesen Stellen das kompliziertere Verhalten, das der Durchbruch der Keimhöhle bedingt, nicht eintritt, und es sei vorausgeschickt, dass auch die Keimblattentwickelung

durch das Fehlen der Chordaanlage sich einfacher gestaltet. Unter den einzelnen Urdarmteilen (resp. den Teilen der primitiven Darmhöhle) besteht von Anfang an natürlich ein kontinuierlicher Zusammenhang. Der Urdarm hat also entsprechend seiner äusseren Öffnung, dem Urmund, ein ringförmiges Lumen, das an der oberen Seite, um bei dem Bilde des Ringes zu bleiben, eine kolbig verdickte Platte, die primitive Darmhöhle besitzt. Die für die einzelnen Teile verwandten Ausdrücke: dorsaler, ventraler, seitlicher Urdarm haben nur topographische Bedeutung. Ich nehme Abstand davon, die von einigen Autoren (z. B. Erlanger) gebrauchte Bezeichnung »Afterdarm« für den ventralen und »Urdarm« für den dorsalen Abschnitt zu acceptieren, um so mehr, weil dadurch leicht die Anschauung erweckt wird, als ob erst sekundär nach Verschwinden des Dotterpfropfes ins Innere »Urdarm« und »Afterdarm« in Zusammenhang gesetzt werden, da Urdarm- und Afterspalt einander entgegen gerückt sind. Dieser Zusammenhang besteht von vorn herein; wenn später (Stadium VIII, Fig. 9) der Dotterpfropf in das Eiinnere aufgenommen ist, und sich sämtliche Unterabteilungen des Urdarmes in einem halbkugeligen Hohlraum (Fig. 10 a—d) vereinigen, so wird eben nur die Form des Raumes eine andere, weil das vorher noch zerteilende Gebilde, der Dotterpfropf, nun fehlt. Die Bezeichnung »Afterdarm« ist ferner deswegen nicht zu empfehlen, weil dadurch Beziehungen zum bleibenden After vorgetäuscht werden, welche nicht bestehen.

d. Blastoporusrinne, Blastoporuslippe, Dotterpfropf.

Die äusserlich sichtbare Blastoporusrinne schliesst sich zum kreisförmigen Ringe (Stadium V) in derselben Zeit, in welcher die Keimhöhlenauskleidung überall zweischichtig ist, und in der die beiden Höhlen des Eies mit einander in Kommunikation treten (Fig. 6). Wie sich der Kreis durch Einengung nach

dem medianen Punkt der dorsalen Blastoporuslippe hin verkleinert, ist aus den Fig. V bis VIII zu ersehen.

Der Kreis der Blastoporusrinne ist an seiner Aussenseite begrenzt von der meistens etwas verdickten Blastoporuslippe, an der Innenseite von Makromeren.

Die Blastoporuslippe besteht in ihrem ganzen Umkreise aus der direkt von der Randzone abzuleitenden Masse indifferenter Zellen; ihr nach dem Centrum des Ringes zu gerichteter Rand entspricht dem ehemals unteren Rande der Übergangzone. Bei der Verkleinerung und Zusammenziehung des ausgebildeten Kreises müssen sich die Zellen des Blastoporusrandes z. T. verdichten. Wenn auch ein Teil derselben für die innere Auskleidung der sich bildenden neuen Urdarmteile verwendet und verbraucht werden kann, so muss es doch den Zellen, weil sie auf einen kleineren Raum sich zusammenziehen, an Platz fehlen, sie stauen sich, und da nach aussen eine Vorwölbung durch die straff gespannten Eihäute verhindert wird, findet man in den Stadien der Verkleinerung des Blastoporuskreises die Blastoporusränder und besonders den dorsalen Teil wieder verdickt und häufig eingerollt (Fig. 8, 9, 10 a und b, 11 a und b). Dieser Blastoporus*wulst* umzieht also ebenfalls ringförmig die Öffnung; man kann ihn auch makroskopisch sehen, wenn man nach Abnahme der Hinterwand des Eies dieselbe von innen her betrachtet.

Die Makromeren, die ursprünglich von der Randzone noch nicht scharf getrennt waren, sind es jetzt durch den Blastoporus, und nun könnte man mit einiger Berechtigung einen Unterschied machen, allerdings in anderem Sinne als gebräuchlich, zwischen »animalen« und »vegetativen« Zellen. Der Rest der Makromeren, der noch die Oberfläche des Eies mit bilden hilft, wird kreisförmig eingerahmt durch die Blastoporuslippe. Mit dem Zusammenrücken der Blastoporuslippe wird dieser Teil der Makromeren, der wie ein Pfropf den ringförmigen Urdarm-

eingang verschliesst (Dotterpfropf), immer kleiner; denn auch jetzt noch verschwinden immer mehr Makromeren in das Eiinnere, bis schliesslich das gesamte Zellmaterial des Dotterpfropfes an den Boden der primitiven Darmhöhle hineingeschlüpft ist. Die gerade am Rande belegenen Zellen des Dotterpfropfes zeigen häufig die gleiche Form, wie sie die Zellen in der ersten Zeit des Blastoporus aufweisen, sie sehen mit einem spitzen Ausläufer in den Urdarm hinein; z. T. werden auch die Zellen unter dem Einfluss der sich zusammenziehenden Blastoporuslippe komprimiert und platt gedrückt (Fig. 8). Der letzte kleine Rest des Dotterpfropfes rutscht, offenbar ziemlich plötzlich, ins Innere hinein, man erkennt makroskopisch schon den etwas prominenten Kegel in der Urmundöffnung (Fig. VIII); man kann daher an der langgestreckten Zellform oftmals eine nicht unbeträchtliche Zeit lang noch am Boden der primitiven Darmhöhle die Stelle erkennen, wohin sich der Dotterpfropf zurückgezogen hat (Fig. 10 a und b). Wegen dieses Aufgehens in den Boden der primitiven Darmhöhle resp. des Urdarmes kann man mit Robinson und Assheton den Dotterpfropf als einen Teil der ventralen Wand prospektiv schon in einer Zeit rechnen, wo er noch nach hinten innerhalb der sich verengernden Blastoporusöffnung liegt.

e. Zusammenfassung. Mechanik der Entwickelungsprozesse bis zum Blastoporusschluss.

Bis zu der Blastoporusbildung und während der ganzen Zeit des Blastoporusschlusses (cf. im Gegensatz dazu Brachet) spielen sich bei der Entwickelung des Eies drei Hauptprozesse ab:

1. Verdünnung und Oberflächenvergrösserung des Ektoblasten. Zurückbleiben eines nicht zur Ektoblastanlage verbrauchten Teiles der stärker gefurchten Elemente. (Randzone: Batrachier, Morulahaufen vorn: Selachier, Morularest: Säuger).

2. Aufwärtsschiebung des Dotterentoblastes. (Selachier: Schiebung von den Seitenwänden her nach rückwärts und von da vorwärts. Säuger: Schiebung nach abwärts).
3. Absetzen der Randzone (Randstück: Selachier) gegen die Makromeren, Bildung des Urdarmes, Verkleinerung der Blastoporusöffnung, Verschwinden des Dottermateriales ins Innere.

Die Verschiebung der Randzone über die untere Hemisphäre infolge des Ektoblastwachstums ist weiter oben ausführlich abgehandelt; auch das Heraufwachsen der Zellen vom Furchungshöhlenboden und der Randzone unter die Mikromeren, die das Dach der Furchungshöhle bildeten, ist bei Entwickelung der Keimhöhle erörtert; es ist überall das Primäre, wo sich die Blastoporusrinne bildet; am unteren Rande der Übergangszone senkt sich dann der Blastoporus, hinten beginnend und hier am raschesten fortschreitend, in das Innere des Eies ein, und setzt dadurch nun definitiv die Randzone gegen die Makromeren ab; die Dotterzellen werden in das Eiinnere verschoben. Die anfangs massige Randzone verschmälert sich dann mehr, sie wird gedehnt und ihr Zellmaterial mit dem des Dotterentoblasten am Dach des Urdarmes verteilt, während immer mehr von der Dotterzellenoberfläche nach innen hineingleitet. Den in den Blastoporus verschwindenden Dotterzellen folgt die gesamte ehemals untere Eioberfläche. Damit kann nun die anfänglich einen grössten Kugelkreis (Äquator) des Eies ausmachende Randzone sich immer mehr zusammenziehen und ihre Peripherie und ihren Radius immer mehr verkleinern, und damit dem Ektoblasten die grössere Oberfläche, die er anstrebt, freigeben. Obwohl die Randzone überall die Tendenz hat, sich zusammenzuziehen und sich weiter vorzuschieben, wird sie darin durch den dritten Prozess, die Blastoporusbildung, bis zu einem gewissen Grade gehemmt, darum wird die Verengerung der


9
10a
10b
10c
10d
11a
11b
12
13b'
13a
13b
13a'

Randzone exzentrisch ablaufen müssen, der mediane Punkt der hinteren Blastoporuslippe, an dem die Blastoporusbildung zuerst auftritt, wird relativ fixiert werden müssen; dahin muss die exzentrische Einengung der Randzone gerichtet sein.

Sobald die Ausbreitung des Dotterentoblastes nach vorn hin vorschreitet, muss dieser Entwickelungsprozess auch an den seitlichen und vorderen Partien seinen Einfluss nach aussen hin auf den diesen Stellen entsprechenden Teil der Übergangszone geltend machen: die Blastoporusrinne muss sich verlängern und weil die Einengung der Randzone ruhig weiter geht, sich einkrümmen nach abwärts und hinten, und die Krümmung muss solange zunehmen, bis sich die freien Enden zu einem vollständigen Kreis vereinigen; das tritt dann ein, wenn auch die nach vorn in der Keimhöhle heraufgewachsenen Zellen des Dotterentoblastes gegenüber dem mächtigeren Einfluss der älteren Partien nach aussen hin wirken können. Mit dem Schluss des Kreises verlaufen dieselben Prozesse weiter in gleichem Sinne, die Zunahme der Krümmung der Blastoporuslippe (Randzone) schreitet in derselben Weise weiter, nur dass jetzt auch makroskopisch die Verengerung zu erkennen ist

Für die immer kleiner werdenden und immer grössere Ausbreitung suchenden Ektoblastzellen wird dadurch die nötige Oberfläche frei; der Ektoblast überzieht den grössten Teil der Eikugel, nämlich die ganze Oberfläche bis auf auf den jeweilig vorhandenen Dotterpfropf und den Blastoporusrand.

Das alles ist erreicht durch eigentlich lauter passive Verschiebungen der Zellmassen gegeneinander, grösstenteils innerhalb der Dotterzellen. Das eigentlich Aktive, Treibende an den ganzen Prozessen ist das Wachstum des Ektoblasten, in letzter Instanz also die Ungleichheit in der Intensität der Entwickelung,

welche am oberen und unteren Eipol herrscht: die lebhafteren, stärker aktiven kleinzelligen Elemente gewinnen die Oberhand über die trägen Makromeren; die Spannung, welche dadurch entstehen muss, sucht einen Ausgleich, und da sich die Prozesse auf der Oberfläche einer Kugel abspielen müssen, kommt es zu den Veränderungen, die wir am Ei sehen.

Abgesehen davon, dass so der ganze »Gastrulations«vorgang und die »Epibolie« des Ektoblasten so einheitlich wie möglich aufgefasst ist (vergl. im Gegensatz dazu Brachet), stimmt diese Auffassung ausgezeichnet zu dem Ergebnis einer Reihe von Experimenten, welche über die Ursachen der ersten Entwickelungsvorgänge angestellt sind: zu den Ergebnissen der O. Schultzeschen Untersuchungen über die Veränderung, welche die Lage von Lokalisationsmarken auf der Eioberfläche im Laufe der Entwickelung erfährt, sodann zu den photographischen Studien Kopschs über die Zellenbewegung am Blastoporusrande. Es spricht für diese Auffassung auch ein interessantes Experiment, das Morgan an Eiern von Rana in letzter Zeit ausgeführt hat; allerdings deute ich das Experiment in einer Weise, die von Morgans Erklärung abweicht.

Morgan hat sich entwickelnde Froscheier mehr oder weniger erstickt, dadurch wurde das Herabwachsen des Eimateriales am Äquator gestört und die Einwärtsbewegung blieb aus. Morgan nimmt an, dass die Schädigung, welche die ungenügende Durchlüftung prinzipiell hervorbringt, den Dotter angeht. Mir scheint aber, dass unter allen Umständen diejenigen Zellen durch Mangel an Luft am meisten zu leiden haben, welche den Sauerstoff am meisten benötigen, und das sind unstreitig die kleinen Ektoblastelemente, welche viel intensiver leben. Wenn es bei dem Experiment zu einer abnormen Entwickelung der Furchungshöhle, zur Bildung von Ringembryonen und Spina bifida kommt, so muss das daran liegen, dass die oberen Zellen in ihrem Wachstum durch den Luft-

hunger vornehmlich gestört sind. Nach der von mir entwickelten Auffassung der Epibolie und ihren Beziehungen zu den anderen Vorgängen am Ei ist aber diese Wirkung der Erstickung des Eies recht verständlich, weil sich durch den Eingriff der Unterschied in der Vitalität der Zellen zu Ungunsten der Ektoblastelemente geändert hat. Dieselbe Verschiebung in der Lebensintensität der Zellen muss man theoretisch hervorrufen können durch starke Abkühlung, welche die intensiven Lebensvorgänge der Mikromeren relativ mehr herabsetzen muss als die trägen der unteren Zellen. Dem entsprechen auch die Resultate, die Morgan, Hertwig, Schultze durch Abkühlung von Froscheiern erhalten haben: Auch hier Störung der Umwachsung, Spina bifida, abnorm grosse Furchungshöhle. Das, was diese Versuche meiner Meinung nach zeigen, ist, dass es für die Umwachsung des Eies, für das Verschwinden des Dotters, für die normale Blastoporusbildung unbedingt notwendig ist, dass das Wachstum der äusseren Schicht eine gewisse Intensität besitzt, dass ihre Lebenstätigkeit gegenüber der unteren Hemisphäre prävaliert. Ist das nicht der Fall, so kann sie nicht die nötige Kraft entwickeln, so kann sie sich nicht die Möglichkeit erkämpfen, sich über das ganze Ei auszubreiten

Dass bei stärkeren Einwirkungen von Sauerstoffmangel oder Kälte der Dotter eher vollständig abstirbt und so schliesslich doch am meisten geschädigt wird, ist nicht zu verwundern und spricht durchaus nicht gegen die obige Anschauung, dass zunächst relativ am meisten die kleinen Zellen leiden. Denn es ist überall Gesetz in der belebten Natur, dass gerade gegen die genannten Eingriffe sich die Organe und Zellen auf die Dauer am besten schützen, welche am intensivsten leben und verbrennen.

V. Mesoblast. Primitivstreifen

a. Mesoblastentstehung.

Über die Bildung des Mesoblastes werden die besten Aufschlüsse aus Querschnitten erhalten; ich beginne darum mit der Beschreibung der histologischen Veränderungen, welche das Urdarmdach im Laufe der Blastoporusentwicklung durchmacht. In frühen Stadien (I—III) ist auf dem Querschnitt durch den kurzen Urdarm überhaupt noch keine Einteilung zu erkennen, da selbst der Spalt zwischen Ektoblast und primärem Entoblast noch nicht bis in die Blastoporuslippe sich heraberstreckt (Fig. 2); erst mit dem Längerwerden des Urdarmspaltes, also wenn man das Urdarmlumen auf einer Reihe von Querschnitten erkennt, wird die Zweiteilung der Wandung sichtbar. 1. Der Ektoblast; er ist zweischichtig, er setzt sich zusammen aus der etwas abgeplatteten bis kubischen Deckschicht und der zylindrischen Grundschicht; ein Spalt besteht zwischen diesen beiden Schichten nicht. Auf den hinteren Querschnitten, also in der Partie des Ektoblasten, mit der er sich an die Blastoporuslippe ansetzt, wird nicht selten die Grundschicht etwas dicker, aus 2 bis höchstens 3 Zelllagen bestehend. 2. Der primäre Entoblast besteht aus einer 3—4 zelligen Lage z. T. etwas locker verbundener Zellen von rundlicher, ovaler oder spindelförmiger Gestalt, von denen nur die dem Urdarm zugewandte innerste Reihe bald (Stadium III—IV) enger an einander gefügte Zellen von meistens regelmäfsigerer Gestalt (kubisch bis zylindrisch) aufweist (Oberflächenerscheinung). Von einer eigentlichen Differenzierung findet sich in dieser Zeit noch keine Spur; es nimmt auch die exaktere Gruppierung der innersten Zellen nach vorn hin ab; in der Mitte ist die glattere Aneinanderfügung vielleicht bisweilen deutlicher als an den Seiten; ein

wesentlicher Unterschied besteht aber nicht, ein Spalt zwischen den innersten Zellen und den tieferen Lagen findet sich um diese Zeit nirgendwo. Ich kann also für Alytes die Angabe (O. Schultze), dass von vornherein mit der Blastoporusbildung drei Keimblätter auftreten, nicht bestätigen.

Erst wenn die Erweiterung des Urdarmlumens vorn und der Durchbruch der Keimhöhle eintritt (Stadium V, Fig. 6), lässt sich der Beginn der Mesoblastbildung nachweisen. Dann zerfällt zunächst in den Seitenpartien des hinteren Abschnittes (Fig. 18a) der primäre Entoblast in zwei durch einen Spaltraum getrennte Lagen, während median also ein zunächst noch recht breiter Streifen ungesonderten primären Entoblastes direkt den Urdarm auskleidet. Dabei hängen die beiden inneren Lagen der Seite, der Mesoblast und Entoblast, in diesem medianen Streifen zusammen und lateral laufen beide in die an dem Seitenwinkel des Urdarmes belegenen Dotterzellen aus; beide Lagen werden nach den Seiten zu allmählich dicker, der Trennungsspalt hört auf und auf diese Weise gehen sie in die Dotterzellen über.

Die innerste der so durch Differenzierung in loco entstandenen Lagen, der Entoblast, wird durch eine einzige Reihe ziemlich grosser, aber jetzt abgeplatteter Zellen gebildet; der Grad der Abplattung nimmt je näher der Mittellinie desto mehr zu. Wegen der Abplattung, welche die Zellen vermutlich durch die Dehnung infolge der Vergrösserung des Urdarmlumens erfahren, berühren sich die Zellen nur mehr mit zugespitzten Enden und erwecken den Eindruck, als ob ihre Aneinanderfügung gelockert wäre. Der Mesoblast ist aufgebaut aus lockeren, rundlichen bis unregelmäfsig polygonalen oder spindelförmigen Zellen in mehrfacher Lage, deren Dicke etwas schwankt (2, 3 bis 6 Zellen hoch). Im übrigen ähneln sich auch jetzt noch auf diesen jungen Stadien ihrer Entwicklung die Ento- und Mesoblastzellen durchaus: Dottergehalt und Kernverhalten sind die gleichen. Der ungetrennte Mittelstreifen ist anfänglich von beträchtlicher

Breite; er dehnt sich in der Breitenrichtung zunächst über 12—18 Zellen aus, das macht etwa die mittlere Hälfte des ganzen Urdarmdaches aus.

Diese Differenzierung des primären Entoblastes fängt von hinten her an und ist im Anfang nur auf einigen wenigen Querschnitten zu erkennen; weiter vorn ist die Trennung nicht in dem gleichen Mafse ausgeprägt (Fig. 18b) oder hört ganz auf. Die Trennung in Keimblätter schreitet dann sowohl nach der Medianlinie zu, wie nach vorn hin fort. Der mediane indifferente oder, besser gesagt, nicht gespaltene Streifen verschmälert sich (Fig. 19a u. b) dadurch zwar, er bleibt aber immer vorhanden und verdickt sich etwas, so dass er gegen das Lumen der primitiven Darmhöhle prominiert; nur wenn auch ganz vorn die Trennung in die beiden inneren Blätter auftritt (Stadium VII—VIII), dann wird dort sofort auch median die Wand dreischichtig (Fig. 19c); der Mittelstreifen erstreckt sich dann über mindestens ca. $^3/_4$ der oberen Wand. Es scheint mir, dass die Partie der primitiven Darmhöhle, in der sich auch median von vorn herein Ento- und Mesoderm trennen, nicht etwa gerade dem Furchungshöhlenanteil entspricht, sondern dass darin auch der vordere Teil des ursprünglichen Urdarmes inbegriffen ist. Mit Sicherheit lässt sich das aber nicht entscheiden, da in der ersten Zeit nach dem Eintritt der Kommunikation der beiden Höhlen der vordere Urdarmabschnitt und die Keimhöhle noch zweischichtig bleiben, und später ist die Grenze der beiden Anteile nicht mehr zu bestimmen.

Die Trennung der beiden inneren Keimblätter tritt auf, wenn der Urdarm ein grösseres Lumen erhält; es ist wahrscheinlich, dass damit die den Urdarm auskleidenden Zellen eine besondere Funktion erhalten, vielleicht ist eine solche Funktionsdifferenzierung der Zellen die Ursache für die morphologische Differenzierung.

Das was man auf Längsschnitten von dem Aufbau der

Urdarmwand zu sehen bekommt, ist folgendes. Mediane Längsschnitte zeigen in früheren Stadien von der Blastoporuslippe ausgehend nur zwei Lagen von Zellen (Ektoblast und primärer Entoblast resp. Chordaanlage); später (Stadium IX) sieht man aber diese Zweiteilung nur hinten bestehen, während ganz nach vorn sich die innere Lage noch wieder in die mittlere dicke Mesodermanlage und das dünne ganz platte Entoderm auflöst. Da es schwer ist, die Eier beim Schneiden so genau zu orientieren, dass man den schmalen Chordastreifen in seiner ganzen Längsrichtung trifft, findet man oft in den Schnitten nur ein ziemlich kurzes Stück davon an der Blastoporuslippe; will man das vordere Ende der Anlage bestimmen, muss man schon die Serie selbst weiter verfolgen. Seitliche Längsschnitte zeigen in den früheren Stadien gerade das umgekehrte Verhalten (Stadium V—VII); hier gehen von der Blastoporuslippe zunächst drei Blattanlagen nach vorn zu aus, von denen sich die beiden inneren im vorderen Teil zu einer nicht getrennten Lage vereinen. Später (Stadium IX, X) geht die Dreiteilung bis an das vordere Ende des Darmlumens durch, und erst hier hängen die Blätter wieder in den am vorderen Winkel belegenen Dotterzellen zusammen.

Die Blastoporuslippe bleibt überall aus indifferenten Zellen zusammengesetzt; eine Differenzierung tritt in ihr nicht auf; im Gegenteil erscheint offenbar durch ihre Zusammenziehung mit dem Kleinerwerden der Öffnung eine nach innen vorspringende wulstförmige Verdickung (Fig. 8), die besonders im dorsalen Teil sich stärker ausprägt. Diese wulstförmige Verdickung der Blastoporuslippe setzt sich schon im Stadium VI bis VIII aus zwei im Verhältnis äusserst massigen seitlichen, neben der Mittellinie gelegenen Streifen zusammen, während in der Medianlinie selbst zwar auch eine Verdickung der Blastoporuslippe gegen früher und gegen die vorderen Abschnitte unverkennbar erfolgt; gegen die seitlichen Wülste ist aber hier

die Lippe dünner, so dass auf der Innenseite zwischen den Wülsten eine Rinne gebildet wird. Diese Rinne wird tiefer gegen den Blastoporus hin und unmittelbar vor dem Blastoporus selbst verdünnt sich die Blastoporuslippe in der Mitte ganz plötzlich in wenigen Schnitten und weist auch auf der Aussenseite eine kurze (ca. 6—8 Schnitte) Rinne auf, deren Vorhandensein man übrigens auch im Oberflächenbild bei passender Beleuchtung schon erkennt. Diese Rinne (Primitivrinne) läuft nach dem Hinterrand der Embryonalanlage in den Blastoporus aus; im Stadium VIII, das sich nur durch das Verschwinden des Dotterpfropfes von den früheren unterscheidet, wird das noch deutlicher.

Vor dem Blastoporuswulst erscheint auf der Innenseite auf dem axialen, nicht differenzierten, bis dahin verdickten Mittelstreifen (Chordaanlage) eine kurze Rinne (im Stadium VII, ca. 15 Schnitte à 10 μ), welche in den Winkel vor dem Blastoporuswulst ausläuft.

Im übrigen werden während der Stadien VI—VIII die Details der Wandungen deutlicher, die Keimblätter prägen sich mehr aus und auch entlang der kurzen seitlichen und ventralen Ausdehnung des Urdarmes differenzieren sich Ento- und Mesoblast in derselben Weise wie oben, nur dass ventral vom Blastoporus die nicht gespaltene axiale Zone fehlt. Ich unterscheide hier absichtlich die einzelnen Mesoblastabschnitte nicht dem Namen nach, die überhaupt nur topographische Bedeutung hätten, um klar zum Ausdruck zu bringen, dass die ganze Mesoblastanlage in einheitlichem Zusammenhang steht und, wenn man so will, schliesslich nur eine einzige unpaare Anlage ist, welche nur in der Mitte durch den Zusammenhang mit dem Entoblast und durch den Blastoporus unterbrochen ist; dadurch erst wird sie in gewissem Sinne paarig.

b. Aufbau des dreischichtigen Eies.

Im Stadium VIII sind an dem Ei Urdarm und Keimblätter entwickelt, der Urmund hat sich bis auf eine kleine Öffnung verengt, Dotterzellen liegen nicht mehr aussen an der Oberfläche frei. Das Ei selbst stellt eine nach hinten offene Blase dar, deren Hohlraum die primitive Darmhöhle ist, mit einem dünnen Dach und einem soliden halbkugeligen Boden. Die den Urmund kreisförmig umschliessende Blastoporuslippe, sowohl in ihrem dorsalen Teil als dem seitlichen und ventralen, ist nichts als die zu einem etwas wulstigen Ring zusammengeschrumpfte Randzone; in diesen Ring gehen von allen Seiten die blattförmigen Zelllagen über.

Die Wand der Blase besteht aus zwei in einander belegenen Schalen. Die einfachere ist die äussere, sie wird gebildet von dem überall zweischichtigen Ektoblast, der kontinuierlich von der dorsalen Blastoporuslippe aus über das Ei herüberzieht und an dem seitlichen und ventralen Blastoporusrande wieder in die indifferente Zellmasse übergeht; seine Stärke schwankt allerdings ein wenig in den einzelnen Regionen, sie hängt aber nur von der Höhe der Zellen der Grundschicht ab.

Die innere Schale geht ebenfalls allüberall am Rande des Blastoporus über in die indifferente Zellmasse der Lippe. Ihr Bau zeigt insofern eine Komplikation, als sie in ihrer ventralen Hälfte ungemein dickwandig ist, — hier besteht sie aus der Dotterzellenmasse, dem noch unverbrauchten Rest der Makromeren — und als sie in ihrer dorsalen Hälfte vorn und seitlich noch wieder in zwei kleinere Blätter (Mesoblast und Entoblast) von verschiedener Dicke zerfällt; in der Medianlinie des hinteren Quadranten besteht diese Trennung nicht; hier besteht die innere Schale nur aus einem einzigen etwas verdickten Streifen (Chordaanlage), der nach hinten an den Blastoporusrand ausläuft, während

an seinem vorderen Ende etwa 90° vor dem Blastoporusrand und an seinen Seiten sich die beiden gespaltenen Lagen an ihm ansetzen.

Aus dieser schematischen Beschreibung erhellt, dass, während der Ektoblast überall frei ist, ausser am Blastoporusrand, Meso- und Entoblast ausser diesem Zusammenhang mit dem Blastoporusrand, den sie ebenfalls besitzen, noch eine dorsale axiale Verbindung unter sich und eine äquatoriale mit dem Dotter aufweisen. Der Mesoblast hat also, wenn man so will, in dem axialen Teil eine Lücke, aber nirgendwo, weder in der Mitte noch am Rande, einen freien Rand.

Der Urdarm, resp. die primitive Darmhöhle, trennt gewissermafsen die eigentliche Embryonalanlage von den Dotterzellen, welche das Reserve- und Nährmaterial enthalten und erst später zum Aufbau des Embryos herangezogen und für ihn verwendet werden (Spiraldarmbildung). Es ist klar, dass man gut tut, die Dotterzellen nicht als einen Teil des Entoblasten anzusehen, schon darum nicht, weil der Ursprung des Entoblasten sich nicht auf die Dotterzellen beschränken lässt, wenn auch von den Dotterzellen ein grosser Teil von Zellen an ihn abgegeben wird; besonders aber weil auch der Mesoblast in seinem Ursprung gegen die Dotterzellen nicht abgegrenzt werden kann; vor allem aber, weil der Entoblast das weiter entwickelte Epithel der primitiven Darmhöhle darstellt, während die Dotterzellen nicht fest und epithelartig gefügt sind.

Es ist darum nicht unpraktisch, die Dotterzellen als ein besonderes Organ, den Lecithoblasten, (die beiden Sarrasin) dem Blastoderm gegenüberzusetzen, nur entspricht dies Organ nicht der ganzen Embryonalanlage, sondern höchstens einem Keimblatt. Ob man es dann als eine Art embryonaler Drüse ansieht, deren Aufgabe wäre, den in ihr enthaltenen Dotter zu verflüssigen und dem Embryo zunutze zu machen, oder ob man es, wie Vogt, ein selbständiges vegetierendes Nahrungsmittel nennt, dürfte

ohne Belang sein. In meinen Stadien trifft jedenfalls nicht zu, dass aus einem sekundären Cytoblastem, welches durch Auflösung der Zellen entsteht (Vogt), der nötige Nachschub von neuen Zellen durch freie Bildung seinen Ursprung nimmt; erst in viel späterer Zeit, bei der Rückbildung der Darmspirale, lässt sich eine solche Auffassung einigermafsen stützen (siehe Reuter II. Teil).

Bei dieser schematischen Darstellung der Keimblätter ist ausser acht gelassen, dass auch ventral vom Blastoporus noch Meso- und Entoblast eine kurze Strecke weit geschieden sind; sie gehen auch hier, wie sie es an den Seiten tun, gemeinsam in die Dotterzellen unterhalb von ihnen über.

c. Beteiligung der „animalen“ und „vegetativen“ Zellen an dem Aufbau der einzelnen Keimblätter.

Will man die Keimblätter auf bestimmte Teile des ganz jungen Eies zurückführen, so ist das am einfachsten für den Dotter. Aus den bisherigen Beschreibungen erhellt, dass der Dotter nichts weiter ist als das, was von der Masse der sich langsamer furchenden Elemente der unteren Eihälfte, den Makromeren, übrig geblieben ist. Deswegen kann von vornherein für diese Elemente die Bezeichnung »Dotterzellen« gewählt werden, in dem Sinne von Zellen, die das Nahrungsmaterial am längsten aufgespeichert enthalten. Dabei muss man aber im Auge behalten, dass sie nicht nur als Nahrungsmaterial dienen, sondern auch den Embryo mit aufbauen, dass in den frühen Stadien die Masse der Dotterzellen auch noch grösser ist, da eben später ein Teil von ihnen in die Keimblattanlagen (Ento- und vielleicht auch Mesoblast) mit aufgenommen wird. Zu Grunde geht in meinen Stadien, das sei nochmals hervorgehoben, keine von den Dotterzellen. Sie werden z. T. den Zellen entsprechen, welche bei meroblastischen Eiern die Dottermasse

aufteilen, andererseits aber auch zu einem Teile den Morulazellen, welche zur Ektoblastanlage nicht verwandt werden, sondern von vornherein unterhalb derselben belegen sind und von Balfour bei den Selachiern als »untere Zellen«, von Rückert als »lockere Ansammlung tiefer Zellen«, von anderen Autoren auch als »vegetative Zellen« bezeichnet werden; einem Teil solcher restierender Morulazellen entspricht übrigens auch die Randzone (Randstück der Selachier, Rückert).

Ebenso einfach ist die Ableitung des Ektoblasten aus den schnell sich furchenden kleinen Zellen des oberen Eipoles, namentlich nach einer Auffassung der Epibolie wie der oben gegebenen.

Schwierig und, wie es scheint, an Alytes aus dem Studium der Bilder nicht zu entscheiden ist die Zurückführung der beiden inneren Keimblätter auf eine der beiden entgegengesetzten Zellarten. Denn an dem Aufbau dieser beiden Lagen sind aller Wahrscheinlichkeit nach die Elemente der Übergangszone beteiligt neben den in der Furchung weiter vorgeschrittenen obersten Lagen der Makromeren, die also gewissermafsen auch Übergangsformen sind. Die Auffassung, dass in der Übergangszone sich der Ektoblast umschlägt, wäre aus oben angeführten Gründen nicht richtig. Den scharfen Unterschied zwischen animalen und vegetativen Zellen kann man im Anfang der Blastoporusentwicklung bei Alytes überhaupt nicht machen; die Randzone bildet eben den Übergang der einen Elemente in die anderen. Dass die Zellen der Keimblätter in der dorsalen Urdarmwand beim einen Keimblatt sich färberisch u. s. w. anders verhalten als beim andern, darf nicht Wunder nehmen, da Alter der Zellenlagen, ihre oberflächlichere oder tiefere Lage und möglicherweise ihre Funktion genügend Grund für Differenzen ergeben.

Scheinbar mehr Aufklärung über diese Fragen versprechen die vielfach angestellten Exstirpations- resp. Tötungsversuche,

in denen bestimmte der ersten Furchungskugeln entfernt oder zerstört wurden. Solche Abtötungsversuche bieten aber die Schwierigkeit in der Beurteilung, dass es nicht klar ist, in wiefern lediglich durch ihr Vorhandensein die toten Massen der abgetöteten Zellen den Entwicklungsvorgang beeinflussen, geschweige denn in wieweit die Lebenstätigkeit der gleichen aber lebenden Zellen auf das Wachstum der anderen Partien rückwirkt. Dazu kommen möglicherweise noch andere, unbekannte Momente, kurz solche Versuche sind nur beweisend unter der zunächst durch nichts gestützten, im Gegenteil ziemlich unwahrscheinlichen Voraussetzung, dass sich an den operierten Eiern aus jeder Zelle nur das bildet, was sich auch unter normalen Verhältnissen aus ihr gebildet hätte. So kommt es, dass diese Experimente eine klare Antwort nur bezüglich des Ektoderms nnd des Dotters geben, dass dagegen bezüglich der strittigen Ableitung des Mesoderms und des Entoderms Sicheres selbst auf diesem Wege nicht festgestellt werden kann.

Immerhin wird mit dieser Methode ein zweiter, neuer Weg der Forschung über unsere Frage betreten, und es erscheint mir wichtig, dass das Ergebnis zu der gleichen Anschauung führt, wie die oben entwickelte. Ich halte mich dabei an Samassa, der im Achtzellenstadium entweder die vier oberen oder die vier unteren Zellen bei Rana tötete und die Entwicklung der restierenden Zellen studierte. Ähnliche Versuche sind später auch von Morgan u. a. mit im wesentlichen gleichen Erfolge angestellt worden. Samassa leitet nach seinen Versuchen die ganze Embryonalanlage von den vier oberen Zellen ab; ferner da nach der Abtötung der vier Makromeren später das pigmentlose Epithel des Darmentoderms an der dorsalen Urdarmwand fehlte, so möchte er, »wenn auch nicht mit Sicherheit, so doch mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, dass das ganze sekundäre Entoderm aus den vegetativen Zellen hervorgeht; hervorzuheben wäre nach ihm dabei, dass er keinerlei theo-

retisches Bedenken trägt gegen die Ableitung eines Teiles des Darmentoderms von den animalen Zellen.« Ob an der Mesodermbildung am Umwachsungsrand (peripher Rückert) ausser den animalen Zellen normalerweise auch die vegetativen Zellen Anteil haben, vermag er nicht zu entscheiden. An eine Einfaltung der animalen Zellschicht, etwa in dem Sinne, dass die ursprünglich äussere Zelllage zur Auskleidung des Urdarmes würde, glaubt er übrigens nicht; dagegen spricht vor allen Dingen der geringere Pigmentgehalt der Zellen der unteren Schicht. Er nimmt vielmehr an, dass »bei Beginn der Gastrulation an der dorsalen Urmundlippe eine rege Vermehrung der animalen Zellen stattfindet; wenn sich nun die äussere Schicht der animalen Zellen über die vegetative Hemisphäre fortschiebt, die neugebildeten Zellen aber an Ort und Stelle verbleiben, so ergibt sich die Bildung der dorsalen Urdarmwand von selbst. Es würde dann auch nichts im Wege sein, anzunehmen, dass die unterste Schicht der dorsalen Urdarmwand von vegetativen Zellen gebildet würde.«

Die Vermehrung der »animalen« Zellen in der Gegend der Blastoporuslippe ist nun schon lange vor Beginn der Gastrulation erfolgt (Bildung der Randzone) und gegen seine Anschauung des Überwachsens der dorsalen Blastoporuslippe über die untere Hemisphäre spräche einmal die photographisch nachgewiesene Bewegung von Zellen an der dorsalen Lippe, welche im entgegengesetzten Sinne erfolgt, als es hiernach verlangt werden müsste (Kopsch), und ferner die Beobachtung von O. Schultze, dass »die Entfernung der auf der oberen Hemisphäre belegenen Lokalisationsmarken von der dorsalen Lippe im Verlauf der Gastrulation bis zur Entwicklung der Medullarplatte annähernd unverändert bleibt.«

Das eine geht aus Samassas Versuchen jedenfalls hervor, dass man auch so zu einem einfachen Ergebnis bezüglich der Mesoblast- und Entoblastbildung keineswegs gelangt; das Er-

gebnis, das sie liefern, stimmt aber gut überein mit dem, was sich aus den Schnitten herauslesen lässt: wenn die Randzone den oberen »animalen« Zellen zuzurechnen ist, — nach meiner Meinung (s. o.) ist sie das jedenfalls nur zum Teil —, so ist es klar, dass an der Bildung der beiden inneren Keimblätter die »animalen« Zellen mitbeteiligt sind; dass aber eine Vermischung derselben mit »vegetativen« Dotterzellen (Gasser) stattfindet, die sowohl bei der Bildung des Dotterentoblastes als bei der des primären Entoblastes, der den Urdarm auskleidet, erfolgen kann und wird, ist zum mindesten im höchsten Grade wahrscheinlich. Inwieweit sich der Anteil der beiden Zellarten auf jedes der beiden inneren Keimblätter oder gar auf die einzelnen Organanlagen erstreckt, lässt sich nicht sagen, nicht einmal für das Entoderm.

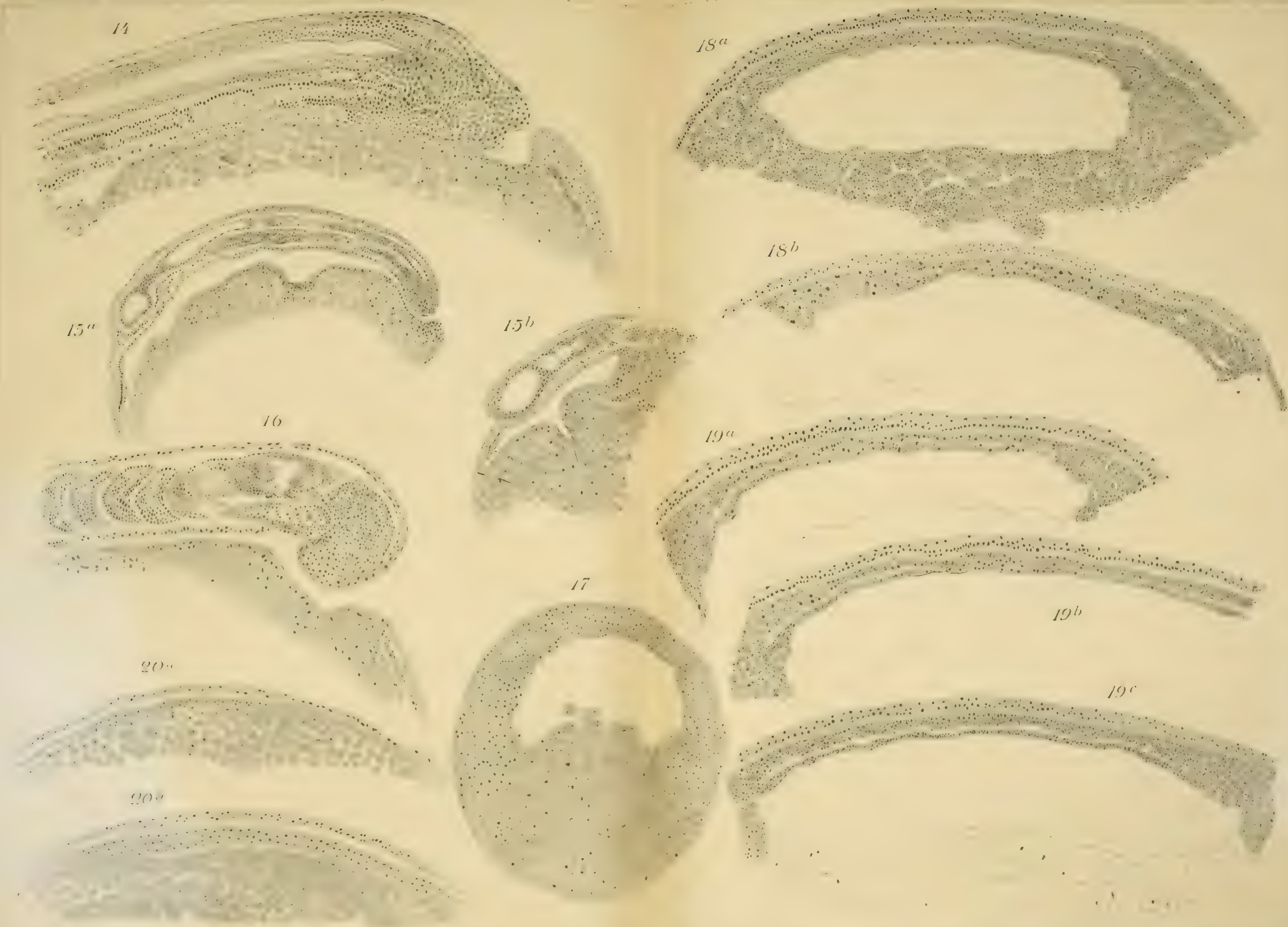
d. Verschmelzung der Blastoporuslippen. Primitivstreifen.

Bis zum Stadium VIII erfolgte der Schluss des Blastoporus durch weitere exzentrische Zusammenziehung des kreisförmigen Randes. Von da an herrscht ein schon im Stadium VII beginnender resp. erkennbarer Modus des Verschlusses vor, dem möglicherweise aber dasselbe Prinzip wie der Kreisverengerung zu Grunde liegt Es legen sich jetzt nämlich die seitlichen Lippen des Blastoporus von vorn her beginnend an einander und fangen an von vorn nach hinten zu verschmelzen, so dass die Öffnung Zwiebelform annimmt (Stadium VIII). Zu dieser Annahme der Verschmelzung der Blastoporuslippen führt auch der Umstand, dass man auf Querschnitten des Stadiums VII (s. o.) zwischen zwei ziemlich starken seitlichen Wülsten nicht in Keimblätter getrennter Zellen eine Verdünnung des medianen Teiles der Lippe beobachtet. Etwas weiter nach vorn zu im Primitivstreifengebiet verliert sich die innen zwischen den seitlichen Verdickungen belegene Rinne, und es tritt, das ist jetzt

nachzutragen, eine zusammenhängende dicke und breite Lage von indifferenten Zellen auf. Der Wulst der Blastoporuslippe ist anfänglich (s. Fig. 8, 9, 11) etwas nach vorn umgerollt, und es befindet sich zwischen diesem Wulst und der bis an den Wulst heranreichenden jetzt auch rinnenförmigen Chordaanlage eine Nische; auf Querschnitten durch diese Gegend findet man darum beide, die Chordaanlage an der dorsalen Urdarmwand und nach einwärts davon im Urdarmlumen den angeschnittenen Wulst, evtl. im Zusammenhang mit der Seitenwand, vor. Aussen ist die Masse des Wulstes flach; auf der Aussenseite erscheint ebenfalls eine seichte Rinne, welche in die Blastoporusöffnung ausläuft. Auch die seitlichen Ränder des Blastoporus ebenso wie der ventrale sind verdickt und rollen sich nach innen zu ein; und ventralwärts erstreckt sich für einen kurzen Abschnitt am ventralen Teil des Blastoporusringes eine mediane mit einer Rinne versehene Zone indifferenter Zellen.

Dieses Oval indifferenter Zellen, das den Blastoporus umgibt, und von ihm exzentrisch nach hinten durchbohrt wird, nenne ich von jetzt an Primitivstreifen, dem es, wie oben entwickelt wurde, homolog ist. In der Medianlinie, bes. dorsalwärts, zeigt er eine stärkere Entwicklung (s. die Querschnitte der Fig. 20); überall von allen Seiten her setzen sich die Keimblätter an ihm an, von vorn ebenfalls die Chorda, seitlich auch die Dotterzellen.

Ich habe für die Vereinigung der Blastoporuslippen absichtlich den Ausdruck »verschmelzen« gewählt, einerseits um einen kurzen Ausdruck dafür zu haben, andererseits um mich damit nicht ohne weiteres der Konkreszenztheorie in der landläufigen Form anschliessen zu brauchen. Das was ich aus den Schnitten herauslesen kann, ist nicht ein Beweis für ein »Verwachsen« der freien Blastoporusränder in einer »Naht«; der Modus der Vereinigung ist, wie ich gleich ausführen werde,


14
15a
15b
16
17
18a
18b
19a
19b
19c
20a
20b

auch in ganz anderer Weise denkbar, einfach durch Verschiebung der Zellmassen, welche im Blastoporusrand belegen sind.

Die Genese des Primitivstreifens lässt sich sehr einfach zurückverfolgen bis in die Zeit der Blastula: Die Randzone von Übergangszellen zwischen den oberen und unteren Zellen kam, soweit sie nicht verbraucht wurde, in den Blastoporusrand zu liegen. Mit der Verengerung des Blastoporuskreises wird das Zellenmaterial immer mehr zusammengedrängt. Der Grund dafür ist der, dass erst die Randzone, dann die Blastoporuslippe durch das Wachstum des Ektoblasten immer mehr nach hinten geschoben wird; das in dem Kreise verteilte Zellenmaterial wird zusammengeschoben und muss sich in der Blastoporuslippe stauen. Die dorsale Blastoporuslippe bleibt dabei ein relativer Ruhepunkt — inwieweit sie sich, absolut genommen, doch etwas verschiebt, lasse ich unerörtert — und dahin muss sich das Zellenmaterial natürlich am meisten begeben. Daher wölbt sich der Blastoporusrand wulstartig gegen die relativ nachgiebige Masse des Dotterpfropfes vor und zwar oben (dorsal) am meisten; nach aussen wäre eine Vorwölbung von solcher Massigkeit schon wegen der Eihäute undenkbar. Nach dem Verschwinden des Dotterpfropfes in das Innere werden infolge des ziemlich plötzlich aufgehobenen Widerstandes die Blastoporusränder auch seitlich zusammengepresst; sie legen sich dann derart aneinander, dass sie nun eine spaltförmige Öffnung umschliessen; nun ist das weitere Zusammenschieben der Zellen nur so denkbar, dass sich in zwei seitlichen Streifen das Material der Blastoporusränder grösstenteils nach vorn (oben, dorsal), z. T. aber auch nach unten (ventral) in zwei seitlichen Streifen erstreckt und erst allmählich sich so verteilt oder unter dem Einfluss des Druckes verteilt wird, dass sich die anfänglich zwischen den beiden Streifen bestehende Rinne ausgleicht. Dieser Modus wird sich schon einleiten, wenn in der letzten Zeit des kreisförmigen Blastoporus die Krümmung sehr stark zunimmt (Stadium VII).

Auf solche Weise können also die Blastoporusränder in ihrem vorderen und hinteren Teil verschmelzen, ohne direkt zu »verwachsen«; bezüglich des Modus besteht zwischen einer solchen Konzentrationshypothese und der Konkreszenztheorie ein beträchtlicher Unterschied; de facto kommt aber beides natürlich auf das gleiche hinaus: Der Primitivstreifen entsteht aus dem Blastoporusrand durch Vereinigung der in ihm enthaltenen Zellenmassen.

Hervorzuheben ist, dass nach dieser Auffassung der Vorgang der Blastoporuseinengung von seinem allerersten Anfang an bis zu den späteren Zeiten hin sich ohne einen wesentlichen Unterschied abspielt; nur dass gegen Ende die äussere Erscheinung sich in der angedeuteten Weise etwas ändert und dass dann die Verschmelzung sich etwas rascher vollzieht. Während vorher für die Auskleidung der Urdarmwandung immer Zellmaterial verbraucht wurde, und es darum bei der Einengung des Urmundes nicht zu so beträchtlicher Materialansammlung am Rande zu kommen brauchte, ist später infolge der schnelleren Vereinigung der Lippen und weil die Urdarmbildung so gut wie beendigt ist, das Verhältnis von Verbrauch an indifferentem Material zu der Anhäufung desselben kleiner: Bildung des wulstigen, massigen Primitivstreifens.

Wenn auch die Randzone noch nicht ganz gleichbedeutend ist mit dem Primitivstreifen (s. o.), so weist die ausgebildete Blastoporuslippe keinen wesentlichen Unterschied ihm gegenüber auf. Dass im Anfang die Blastoporuslippe noch keine erkennbare Mesodermanlage »liefert«, ist dabei nicht ernst in Anschlag zu bringen, da wenn das Mesoderm sich bildet, es zur Blastoporuslippe sofort die gleichen Beziehungen wie zum Primitivstreifen hat. Fasst man die Blastoporuslippe schon als Primitivstreifen auf, so hat man in dieser Zeit also einen kreisrunden Primitivstreifen; in seinem fertigen Zustande ist der Primitivstreifen bei flächenhafter Betrachtung ein längliches Oval nicht

in Keimblätter getrennter Zellen, welches nahe an seinem unteren Rande durch die Blastoporusöffnung durchsetzt wird, und welches mit weiterer Entwickelung noch mehr gestreckte Form annimmt.

Die Abgrenzung des Primitivstreifens nach hinten (ventral von der Blastoporusöffnung) und nach den Seiten ist einfach durch die Stelle des Ursprunges der Keimblätter gegeben; nach vorn hin (kranial) ist die Abgrenzung etwas schwieriger, einmal weil sich der Ektoblast etwas früher aus dem Primitivstreifen herausdifferenziert, während die beiden inneren Blätter noch in einem Wulst zusammenhängen (s. die Querschnittsserien Fig. 20, 21), — das ist seitlich und ventral wohl auch bisweilen zu erkennen, aber lange nicht so ausgeprägt — und weil nach vorn in der Medianlinie an ihm die Chordaanlage ansitzt, also ein Streifen, in dem die beiden inneren Keimblätter ebenfalls nicht getrennt sind. Damit gleicht dann dieser Streifen durchaus dem »Kopffortsatz« des Primitivstreifens; dass man ihn auch bei makroskopischer Betrachtung des Eies zu Gesicht bekommen kann, ist bei der Beschreibung der Oberflächenbilder erwähnt.

Die Stelle, wo sich aus dem Primitivstreifen dieser sein Kopffortsatz ablöst, also das vordere Ende des Primitivstreifens, ist an den Querschnittsserien und auch an den Längsschnitten in den Stad. VIII—XII etwa doch deutlich zu erkennen; sie liegt in dem Winkel der Nische, welche der Blastoporuswulst mit der dorsalen Urdarmwand bildet; in der Querschnittsserie wird hier der nach einwärts zu vorspringende Wulst plötzlich (innerhalb zwei Schnitten) abgelöst durch die rinnenförmige Chordaanlage (Fig. 20 g und h).

Es muss endlich noch einer merkwürdigen Erscheinung, welche sich an diesem Wulst abspielt, Erwähnung geschehen. Der Entoblast setzt sich in der Art an ihm an, dass er gegen dessen Zellenmasse jederseits etwas vorspringt, ein Verhalten,

das man in abgemindertem Grade auch an der Blastoporuslippe selbst beobachten kann. Es scheint mir diese Stelle dem zu entsprechen, was von Hertwig (Rana) als »Mesoblastursprungsstelle«, von Brauer (Hypogaeophis) als »freier Rand des Entoderms« das sich unter der Chorda resp. dem Mesoblasten vorschiebt, gedeutet worden ist. Bei Alytes beruht, wie ich glaube, die Erscheinung darauf, dass infolge der Umrollung der Blastoporuslippe nur die äusseren und besonders die mittleren Teile des Urmundrandes mit einander verschmelzen (vergl. Fig. 20 d, e, g). Daher die Rinnenbildung aussen und innen zwischen den Primitivwülsten; der Ausgleich dieser Wülste kann natürlich nicht so erfolgen, dass der beiderseitige Entoblast direkt vereinigt wird, es wird sich vielmehr gerade das indifferente Zellmaterial des Primitivstreifens in die Rinne hinein verteilen müssen. Jedenfalls ist der Entoblast hier niemals frei; er steht immer im innigsten Zusammenhang mit dem Primitivstreifen.

Der Urmund d. h. die Öffnung selbst wird, wie geschildert, kurze Zeit nach dem Verschwinden des Dotterpfropfes spaltförmig, nachdem er vorübergehend Zwiebelform angenommen hatte. Auf einer Reihe von Querschnitten erscheint er dann als ein äusserst schmaler Spalt. In dem vorderen (20 e) und hinteren Teil ist der Spalt etwas weiter, indem hier die äusseren und inneren Ränder seiner Lippen mehr auseinanderweichen, während in den mittleren Partien des Spaltes die Blastoporuslippen von aussen bis nach innen sehr nahe an einander liegen, hier also der Spalt am längsten ist. Im Oberflächenbilde sieht man darum vorn und unten zwei etwas weitere Gruben, die durch eine feine Verbindung zusammenhängen (Achtform). (Fig. IX, X), (s. auch Fig. 9, bei welcher der mittlere Teil der Seitenwand angeschnitten ist).

Da es äusserst schwer ist einen exakten Längsschnitt zu erhalten, trifft man in der Regel, da die Schnittrichtung ein

wenig schief fällt, zwei spaltförmige Kanäle, eventuell in verschiedenen Schnitten, und zwischen beiden eine Zellmasse, die seitliche Blastoporuslippe, die mit der vorderen (10 b) oder hinteren (10 a) Lippe in Zusammenhang steht. Aus dem Verfolg der Serie zwischen solchen Schnitten (im Falle der Figur 10 sind es 8 Schnitte) erkennt man aber den kontinuierlichen Zusammenhang und besonders beweisen die Querschnittsserien, dass niemals zwei getrennte Öffnungen vorhanden sind.

Indem die Verschmelzung der Blastoporuslippen von vorn und von hinten vorrückt, wird der Blastoporusspalt kürzer, die Achtform im Oberflächenbild wird undeutlicher, und von der Öffnung bleibt schliesslich nur ein kleines rundliches Loch übrig (Punktform). Ganz verschwindet aber die Öffnung niemals; ich habe kein Ei gefunden, bei dem nicht aus der Serie das Bestehen einer äusseren Öffnung hervorging, auch wenn bei äusserer Betrachtung die Öffnung so minimal war, dass sie kaum erkannt werden konnte.

In Fig. 11 a (Stad. XI) sind an einem seitlichen Schnitt noch das vordere und hintere Ende des Spaltes etwa in der früheren Form und an der früheren Stelle zu erkennen; während in der Mitte (Fig. 11 b, dem zu der vorigen Figur gehörigen, von ihm durch 2 Schnitte getrennten Medianschnitt) nur ein kleines, kürzeres und mehr rundliches Loch wirklich nach aussen führt. Ähnlich prägen sich auch in früheren Stadien (10 c) auf seitlichen Schnitten die beiden Enden des Urmundspaltes aus; der zwischen ihnen sichtbare Teil des Primitivstreifens ist nichts als der in dieser Zeit (der Achtform des Blastoporus) auch seitlich vorhandene Wulst der (seitlichen) Blastoporuslippe. Dieser zuletzt beschriebene Vorgang der endgültigen Verkleinerung der Blastoporusöffnung, der Übergang der Achtform in die Punktform, ist nicht sehr innig mit den anderweiten Veränderungen, welche das Ei weiter erfährt, verbunden, weder mit der weiteren Entwickelung des Ekto-

blastes (Medullaranlage) noch mit der des Darmes; man findet die Achtform des Blastoporus noch zu wechselnder Zeit der Medullarentwickelung; das Erscheinen der Punktform schwankt zwischen den Stadien XI bis Stadium XVII.

e. Beziehungen der beiden inneren Keimblätter.

Mesoblast.

Der Mesoblast hängt an mehreren Stellen mit anderen Zelllagen zusammen und zwar

1) am Blastoporusrand mit dem Primitivstreifen (peripher Rückert, peristomal Rabl),
2) in der dorsalen Medianlinie mit der Chordaanlage (Kopffortsatz) (axial Rückert, gastral Rabl),
3) aber auch äquatorial mit dem Dotter (ohne Bezeichnung).

Die Art der Bildung des Mesoblastes, die, wie geschildert, in den seitlichen Partien des hinteren Abschnittes des primären Entoblasten beginnt, lässt der ganzen Form der Zelllagen nach nur den Gedanken an eine Differenzierung in loco aufkommen; ich habe nicht die Auffassung, dass durch eine Ausstülpung oder Einfaltung (Hertwig) oder Wucherung (Rabl, Rückert) des Entoblastes an diesen Stellen der Mesoblast seinen Ursprung nimmt.

Die topographischen Zusammenhänge bestehen vom ersten Augenblick an, wo differenzierter Mesoblast besteht; der Mesoblast ist aber in Wirklichkeit zu jeder Zeit dieser jüngeren Entwickelungsstadien ein einziges zusammenhängendes Blatt; er stellt eine hinten durch den Urmund nahe am unteren Rande exzentrisch durchbrochene Halbkugel vor, die allerdings erst durch die Einschaltung der Chordaanlage in dieselbe im hinteren dorsalen Medianquadranten vollständig wird.

Für unser Tier haben aus diesen beiden Gründen die Bezeichnungen peripher und axial ganz allein topographische und keine genetische Bedeutung. Dazu kommt noch ein Weiteres Sobald durch die Verschmelzung der Blastoporuslippen ein mehr gestreckter Primitivstreif entsteht, ändert ein Teil des ursprünglich peripheren (peristomalen) Mesoblastes seine »Ursprungsstelle«, indem er nun seitlich aus dem medianen Primitivstreifen hervorgeht und so topographisch mehr dem axialen (gastralen) Mesoblast entspricht. In diesen früheren Stadien (VIII—X) lässt sich allerdings die Grenze von Chordaanlage und Primitivstreifen bestimmen (s. o.), später geht das aber nicht mehr, und dann fehlt jeder Anhaltspunkt für die Scheidung der zugehörigen Mesoblastanlage. Eine in den einzelnen Zellen oder der Zellenlage im ganzen irgendwie ausgeprägte Grenze fehlt zwischen dem mit der Chordaanlage und dem mit dem Primitivstreifen im Zusammenhang stehenden Mesoblasten, wie überhaupt zwischen dem peripheren und axialen Mesoblastanteil. Von den beiden Ursprungs-, besser Ansatzstellen des Mesoblastes könnte ein wesentliches Wachstum nur von dem Primitivstreifen, nicht von der Chordaanlage her erfolgen.

Die dritte Übergangsstelle des Mesoblastes in anders geartete Elemente, die äquatoriale Verbindung mit dem Dotter, scheint aber für sein weiteres Wachstum ebenfalls von Bedeutung zu sein.

Seitlich und besonders ventralwärts, vorn bei weitem weniger, nimmt die Ausdehnung des Mesoblastes zu und zwar so, dass er zwischen Dotterzellen und Ektoblast sich verlängert, dabei am Ende äusserst dünn wird, aber immer seinen Zusammenhang mit den Dotterzellen behält und sich in diese ventralwärts verliert (Fig. 13a, 14); in Fig. 13a u. b ist die Lage dieser Stellen durch kleine Kreuzchen kenntlich gemacht. Durch das Herumwachsen des Mesoblastes verkleinert sich der kreisförmige Abschnitt, in welchem Mesoblast noch nicht vor-

handen ist und welcher ursprünglich der unteren Hemisphäre entspricht, und dieser mesoblastfreie Teil wird kopfwärts verschoben. Ob dieses Umwachsen stattfindet durch peripheres Wachstum des Mesoblastes infolge von Teilung und Ausbreitung der schon mesodermalen Elemente, oder ob der Mesoblast durch Neubildung kleinerer Elemente aus dem Dotterzellen verstärkt wird, darin kann ich, so wichtig es wäre, eine sichere Entscheidung nicht treffen. Sicher scheint nur ein Zuwachs vom Primitivstreifen her; von den beiden anderen Möglichkeiten des Wachstums sind beide wahrscheinlich; für ersteres spricht die starke Verdünnung des Blattes und das gelegentliche Auftreten von Kernteilungsfiguren; für letzteres der dauernd erhaltene Zusammenhang von Dotter und Mesoblast in seinem äussersten Randteil; auch seitlich bewahrt der Mesoblast stets seinen Zusammenhang mit dem Dotter. Tatsache ist ferner, dass nach einwärts vom Mesoblasten und ventral von seinem Umwachsungsrand im Dotter sich eine Verkleinerung der Zellen (kenntlich besonders an der Kernvermehrung) und eine Abflachung derselben findet (Parablast). In den späten Stadien (XVIII, XIX) treten gegen den Dotter zu prominente Verdickungen, aus kleinen Zellen bestehend, hier und da im Mesoblast auf, und auch weiter ventral erscheinen solche Zellinseln, die auf demselben Schnitt nicht mit dem Mesoblast in Zusammenhang stehen; ob sie mit dem Mesoblast überhaupt in Verbindung stehen, lässt sich wegen der kugelförmigen Fläche dieses Mesoblastabschnittes auch aus Rekonstruktionen wohl kaum beurteilen.

Im letzten Sommer hatte ich Gelegenheit, im Marburger anatomischen Institut angefertigte Serien von einigen Tritonarten durchzumustern. An den Schnitten von Stadien, welche den hier von Alytes beschriebenen Stadien der Mesoblastentwicklung entsprechen, trat bei einer Art in weit übersichtlicherer und klarerer Weise, als ich es bei den Alytesschnitten jemals gesehen

habe, der Dotterzusammenhang des Mesoblasten in Erscheinung. Das weitere Schicksal dieser Übergangsstelle wird sich wesentlich einfacher bei dieser Tritonart übersehen lassen. Die genauere Untersuchung wird in Marburg angestellt werden. Ich führe diesen Befund nur vorläufig an, um meine Darstellung der Dotterbeziehung des Mesoblastes noch weiter zu stützen.

Vollständig umwachsen ist im Stadium XIX das Ei resp. der Dotter von Mesoblast noch nicht.

Zu der Zeit, wo der quere Gehirnwulst auftritt (Stad. XIV), erhält nun aber der Mesoblast einen freien vorderen Rand; im Gebiet der Kiemenbogen stösst ausgebildetes Entoderm (hohe zylindrische Zellen) an die dünne zweischichtige Ektodermlage an; im Mesoblast tritt also vorn im Kopfteil eine Lücke auf. Diese Lücke besteht sicher nicht primär; es bleibt scheinbar nach vorn, dotterwärts, am Dotter sogar noch ein kleines Zipfelchen Mesoblast hängen, so dass es sich hierbei also um ein Einreissen des Mesoblastes in seiner Kontinuität, nicht an seinem Ansatz an die Dotterelemente handelt (siehe auch Fig. 13 und 15).

Über das Absetzen des Mesoblastes gegen die Chorda siehe unten.

Entoblast.

Primitive Darmhöhle.

Die Entoblastzellen wandeln sich immer mehr in kleinere, etwa kubische Elemente um, zunächst dorsal. Von oben ausgehend beginnen sich auch die Seitenwände und die ventrale Wand im hinteren Teile der primitiven Darmhöhle mit gleichen Elementen zu bekleiden. Ob übrigens das durch Differenzierung der Dotterzellen in loco statthat, oder ob das dorsale kleinzellige Epithel, infolge eigenen Wachstums Ausbreitung suchend, an den genannten Wänden sich herabzieht, ist schwer zu entscheiden. Wahrscheinlich ist letzteres der Fall, da schon infolge der gleich zu erwähnenden Hebung des Dotterbodens eine Verengerung

des Lumens eintritt, und das kleinzellige Epithel, das ursprünglich den grossen Halbkreis ausfüllte, für die ventrale Auskleidung des kleineren Lumens dann mit ausreichen dürfte. Ein Teil der den Dotter innen dann überziehenden kleineren Zellen wird dabei sicher dadurch geliefert, dass durch das Verstreichen des ursprünglichen ventralen Urdarmdivertikels, das schon im Stadium X und XI zu erkennen ist (Fig. 10 a und b, Fig. 11), der in diesem Teil bestehende Entoblast sich an den Boden der primitiven Darmhöhle verzieht. Längenwachstum dieser Zellage könnte ebenfalls einen Teil des ventralen Epithels erzeugen.

Mit dieser und der weiteren Entwickelung des Entoblastes gehen Hand in Hand Veränderungen im Lumen der primitiven Darmhöhle, welche bedingt sind durch Verschiebungen und Verlagerungen der Dotterzellmasse. Vergleicht man die Figuren 10, 12, 13, 14, 15, so erkennt man, wie das ursprünglich halbkugelige Lumen in seinem hinteren Teil immer mehr verengt wird. Diese Verengerung im dorsoventralen Durchmesser wird teilweise durch die allmähliche Streckung der Embryonalanlage zustande kommen; unstreitig wird sie aber ausserdem und noch mehr bewirkt durch Hebung der Dotterzellenmasse, die sich von hinten her nach und nach an das Dach der Darmhöhle heranlagert; das geht so weit, dass das Lumen schliesslich äusserst eng, nur mehr spaltförmig wird; im Bereich dieser Verengerung im hinteren Abschnitt ist das ganze Lumen mit kleinzelligem Epithel ausgekleidet (Fig. 22 a und e). Ausserdem nimmt auch in seitlicher Richtung die Ausdehnung des Lumens ab, so dass im Stadium XVIII—XIX der Darmspalt hinten nur mehr einen Kreisbogen von 50—60 Grad ausmacht. Mit zunehmendem Alter erstreckt sich dieser enge Endteil der (primitiven) Darmhöhle immer mehr nach vorn; vor diesem Spalt besitzt das Lumen auf Querschnitten rundliche Form; durch diesen sich immer mehr kürzenden mittleren Abschnitt öffnet sich der hintere Teil, sich trichterförmig erweiternd, in den

vorderen Abschnitt der primitiven Darmhöhle. Dieser ist zwar auch gegen früher etwas abgeflacht, aber immer noch weit und geräumig, von ziemlicher Höhe und beträchtlicher seitlicher Ausdehnung (Fig. 13 a und b).

Im Stadium XV findet der Übergang des verengten Endteiles in den weiteren »Kopfdarm« etwas hinter dem vorderen Ende der Chorda statt, etwa am Hinterende des Hirnteiles des Medullarrohres. Es beginnen auch hier kleine Zellen den Boden (von vorn her) zu überziehen, im Stadium XV—XVI ist aber der grösste Teil des Kopfdarmes ventral noch von Dotterzellen begrenzt (Fig. 12, 13 b). Vielleicht sind die vorderen Entoblastelemente an der ventralen Seite anderen Ursprungs als die hinteren, sie sind grösser und nicht regelmäfsig geformt; sie sind auch zunächst gegen die Dotterzellen, welche nach unten den Kopfdarm begrenzen, nicht so scharf abgesetzt, wie das hinten der Fall ist, wo schon früh (Stadium XIV, XV) gerade an der Übergangsstelle ein scharfer Vorsprung der kleinen Zellen besteht (Fig. 12 = Stadium XVI, 13 b aus Stadium XVII), und auch von den Seiten her setzen sich die kleinen Zellen in ähnlicher Weise scharf gegen die Dotterzellen ab (Fig. 22 g). Der Abschnitt des Bodens, der noch von Dotterzellen gebildet wird, liegt darum etwas vertieft; er hat etwa Birnform, von hinten her spitz beginnend, nach vorn hin breiter werdend. Öffnet man ein Ei vom Stadium XVII in der Art, dass man den Kopfteil des Embryos ablöst, so sieht man auf die weit ausgedehnte, kreisförmige, schräg von hinten oben nach vorn unten geneigte Bodenfläche der Kopfdarmhöhle. In der Mitte derselben erkennt man eine kleinere rundliche Grube, die ihrer Lage nach der an den Schnitten bemerkbaren Einsenkung entspricht. Am oberen Ende der geneigten ventralen Fläche bemerkt man die kleine punktförmige Übergangsstelle in den hinteren Darmteil, und von dieser sieht man nach der Grube eine schmale muldenförmige Rinne hin verlaufen. Im Stadium

XVIII und XIX hat sich die Grube vertieft, sie hat sich in eine kleinere dunkle Öffnung mit stark abfallenden Rändern umgewandelt und liegt näher an der Übergangsstelle in den schon kanalförmigen hinteren Endteil des Darmes, der sich wohl auf Kosten des vorderen Abschnittes verlängert hat. In etwas späteren Stadien (Schwanz von 3—4 mm) liegt diese Einsenkung in der ventralen Darmwand direkt vor dem Übergang in den kanalförmigen Darmabschnitt und ist dann mehr spaltförmig geworden, mit der grössten Tiefe vorn.

Die den Grund dieser Grube bildenden Dotterzellen weisen lange Keulenform auf (Fig. 13 b, 15 b); wenn die Einsenkung tiefer und spaltförmig wird, sind die Seitenwände des Spaltes mit kleineren richtigen Entoblastelementen bekleidet, während im Grunde wieder die keulenförmigen Dotterzellen gelegen sind (Fig. 15 b). Die Bilder machen den Eindruck, als ob sich hier die Dotterzellen noch einmal wieder in das Innere der Zellenmassen zurückziehen oder dahin geschoben werden; dass hier Bewegungen in der Dotterzellenmasse sich abspielen, scheint mir sicher zu sein; welcher Art sie sind, und welchen Zweck und Erfolg sie haben, konnte ich nicht untersuchen. Dass diese Einsenkung einer der vom Darm sich ausstülpenden Drüsen Entstehung gibt, ist unwahrscheinlich; es ist vielmehr wahrscheinlich, dass sie mit der Bildung der Dotterdarmspirale in Zusammenhang steht, und vermutlich liegt hier ein ähnlicher Vorgang vor wie bei der Bildung des Dotterstieles der Amnioten.

Im Stadium XVIII—XIX ist die primitive Darmhöhle (abgesehen von dem weiter differenzierten Kiementaschenepithel) ausser dem Grunde der Einsenkung vollkommen einheitlich epithelisiert und ist von da an mit Recht als »Darm« zu bezeichnen.

Am Darme lassen sich also in den letzten Stadien drei Abschnitte unterscheiden:

1. ein hinterer Teil mit flachem und ziemlich breit ausgedehntem Lumen;
2. ein mittlerer Teil mit engem, rundem Lumen (anfänglich nur kurz);
3. ein vorderer Teil mit weitem, geräumigem Lumen und der besprochenen grubenförmigen Einsenkung am Übergang zu dem mittleren Teil.

Chorda.

Aus dem nicht in Meso- und Entoblast gespaltenen Mittelstreifen des primären Entoblastes entsteht der vordere Teil der Chorda. Der anfangs recht breite Streifen wird schmäler und verdickt sich, so dass er gegen das Lumen der primitiven Darmhöhle prominiert; das Zellenmaterial der Anlage scheint also in sich zusammengedrängt zu werden; teilweise mag auch weitergehende Differenzierung in die beiden Keimblätter schuld an der Verschmälerung des Streifens sein. Noch im Stadium IX besteht überall der Zusammenhang zwischen Entoblast und Mesoblast in diesem verdickten Strang der Medianlinie fort, erst nach vorn von ihm sind auch in der Mittellinie alle drei Keimblätter getrennt.

In diesen Stadien des definitiven Blastoporusschlusses bildet sich, wie oben ausführlicher geschildert wurde, durch Verschmelzung der Blastoporuslippen der Primitivstreifen. Am weitesten nach hinten differenziert sich aus diesem heraus der Ektoblast, während Entoblast und Mesoblast noch eine kurze Strecke weit auch seitlich im Zusammenhang stehen; wenn sie seitlich sich frei gemacht haben, hängen diese beiden inneren Keimblätter immer noch an dem beschriebenen wulstartigen Vorsprung des Primitivstreifens in der Mitte. Dieser Wulst geht dann direkt über in den älteren Teil der Chordaanlage, der von dem primären Entoblast stammt und in den hinteren Partien

ein wenig zu einer Rinne einsinkt. Der hintere Teil der Chorda entsteht aus diesem »Chordawulst« des Primitivstreifens.

Der Ursprung der Chorda ist also ein doppelter, einmal aus dem Primitivstreifen selbst und zweitens aus dem primären Entoblasten (Kopffortsatz). In den Stadien IX bis XI lässt sich, wie oben auseinandergesetzt, die Stelle, an der beide Anteile zusammenstossen, bestimmen:

1. An der kurz vorher auftretenden Trennung von Entoblast und Primitivstreifen.
2. An dem plötzlichen Aufhören des Wulstes und Auftreten der Rinne.

Allmählich verliert sich dieser Unterschied und es lässt sich dann keine Grenze zwischen den beiden Abschnitten mehr festlegen.

Die eigentliche Ausbildung der Chorda beginnt im vorderen Teil, der Prozess des Selbständigwerdens schreitet von vorn nach hinten vor.

Es bildet sich auf dem verdickten Streifen eine Rinne; dadurch kommt es, dass die Ansatzstelle des Entoblastes am Rande der Rinne etwas vorspringt; der Entoblast geht aber dauernd, so lange die Chorda noch nicht abgeschnürt ist, in ihre Anlage über; ein einfaches Unterwachsen der Chordaanlage durch den Entoblast erfolgt nicht. Zunächst erfolgt dann die Trennung der rinnenförmigen Anlage von den seitlichen Mesoblastplatten; das geschieht durch Abspaltung, indem sich von aussen (ektodermwärts) ein Spalt nach und nach bis innen an den Spalt, welcher Mesoblast und Entoblast trennt, durchbildet (Fig. 20 i, k; 21 b, c; 22 d). Dieser Spalt entsteht ziemlich langsam, man kann meistens relativ lange Schnittfolgen finden, in denen er nur aussen vorhanden ist, während innen noch Chorda und Mesoblast im Zusammenhang stehen (z. B. in der Serie von Fig. 20 liegen zwischen i und k 8 Schnitte und

zwischen k und l 32 Schnitte à 10 μ). Die Figuren illustrieren auch die Tatsache, dass die Abspaltung nicht auf beiden Seiten gleichzeitig zu geschehen braucht.

Die Trennung vom Entoblast erfolgt später als die vom Mesoblast. Die Rinne wird schmäler und flacher, die Zellmasse wird ebenfalls schmäler, noch dicker und mehr rund (Einfaltung?) und schnürt sich schliesslich gegen das Entoderm ab.

In dem Primitivstreifenteil schreitet der Prozess der Chordaausbildung ebenfalls von vorn nach hinten vor und zwar im Anschluss und im Zusammenhang mit der Bildung im vorderen Abschnitt. Hinten findet man die jüngsten Stadien der Entwicklung und hier ist dauernd der Übergang in den Primitivstreifen vorhanden. Es lässt sich darum auch nicht entscheiden, in wieweit die Bildung auf das Material, das in dem Chordawulst belegen ist, beschränkt bleibt, oder in wieweit der eigentliche massigere Teil des Primitivstreifens selbst noch Verstärkung abgibt. Wenn die Keimblätter sich in Organanlagen differenziert haben, dann müssen die Organanlagen in die Beziehungen eintreten, die früher die Keimblätter hatten; und es müssen also auch die Organanlagen, wie früher die Keimblätter, aus dem Primitivstreifen herauswachsen.

Die Bildung der Chorda im Primitivstreifenteil (Fig. 21 a u. b und 22 a—c) erfolgt ebenfalls durch direkte Abschnürung, meistens unter Bildung einer seichten Rinne; aber die Bildung läuft nicht mit der gleichen Regelmäfsigkeit ab, wie im vorderen Abschnitt. Die Chorda wird gegen den seitlichen Mesoblast früher abgetrennt als gegen die Medullaranlage und die Abspaltung des seitlichen Mesoblastes geschieht in unregelmäfsiger Weise, bald von aussen her beginnend, bald von innen, bald besteht aussen und innen noch Zusammenhang, während in der Mitte schon die Trennung eingetreten ist (Fig. 22 d, rechte Seite des Schnittes). Aber auch hier erfolgt regelmäfsig die Abschnürung gegen das Entoderm zu allerletzt.

Die Reihenfolge, in der sich die Organanlagen von einander und vom Primitivstreifen trennen, ist also folgende (von hinten nach vorn):

1. Primitivstreifen und Hornblatt (Fig. 22 a, b).
2. Primitivstreifen und Mesoblast oben (Fig. 22 b, c). (Medullarteil und Mesoblast).
3. Chorda und Mesoblast (Fig. 22 d).
4. Chorda und Medullarteil (Fig. 22 e).
5. Chorda und Entoblast (Fig. 22 f, g).

f. Schicksal des Primitivstreifens.

Die Blastoporusöffnung wird, wie oben geschildert, allmählich klein und punktförmig, in den späteren Stadien erscheint die äussere Öffnung wiederum weiter (XVIII, XIX). Die dann sichtbare äussere Öffnung entspricht aber nicht mehr dem Urmund von früher, dieser selbst ist vielmehr etwas nach einwärts in die Tiefe verlagert und liegt erst im Grunde dieser grubenförmigen Erweiterung. Das kommt dadurch zustande, dass einmal das ventrale Urdarmdivertikel sich ausgleicht (s. o.) und der Entoblast der ventralen Blastoporuslippe zum ventralen Epithel des Enddarmes wird, und dass anderseits auch die ventrale Blastoporuslippe selbst sich nach einwärts verzieht. Die ventrale Blastoporuslippe knickt sich an der Stelle, wo sich aus ihr die Keimblätter trennen (Fig. 12, 14) ab, und allmählich zieht sich der in der Lippe belegene ventrale Teil des Primitivstreifens nach einwärts hinüber und kleidet ventral und nach vorn (kranial) die dadurch entstehende Grube aus (Fig. 13 a'). Der frühere Urmund entspricht dann etwa der Stelle, wo der spaltförmige Enddarm in diese Grube ausmündet.

Die ventrale und dorsale Begrenzung der Grube bildet also der Primitivstreifen; und auch seitlich bildet der Primitivstreifen die Begrenzung. Die seitlichen Blastoporuslippen senken sich



allerdings nicht in derselben Weise in die Tiefe wie die ventrale, sondern sie behalten ihre Lage bei und bewahren denselben histologischen Bau, wie die Urmundlippen ihn hatten, d. h. seitlich bleibt die nach der Öffnung gewendete Spitze der Lippe ausgefüllt vom Primitivstreifenteil, dessen Zusammenhang mit dem dorsalen Abschnitt und dem ventralen an der Oberfläche der Grube verteilten Material natürlich gewahrt bleibt. Es ist klar, dass diese Grube nichts ist als die Kloake, ihre Öffnung entspricht nur mehr einem Teil der Blastoporusöffnung, welcher also jetzt zum After geworden ist.

Komplizierter verhält sich der am stärksten entwickelte dorsale Teil des Primitivstreifens wegen des direkten Zusammenhanges mit dem eigentlichen Embryo und des Auswachsens des Schwanzes.

Es sei noch einmal das Schema dieses Teiles wiederholt; es stehen mit dem Primitivstreifen dorsal im Zusammenhang (und damit indirekt auch untereinander):

median: Medullaranlage.
Chordaanlage.
seitlich: Ektoblast (Hornblatt).
Mesoblast (segmentierter).
Entoblast.
Dotter (s. Fig. 10 c, 13 b').

Dieser dorsale Teil des Primitivstreifens besteht aus einer dicht gedrängten Masse von kleinen Zellen, die in besonders hohem Grade am vorderen Ende intensive Wachstumsprozesse aufweisen. Diese Erscheinung, sowie die schon bei der Chordaentwicklung beschriebene fortschreitende Differenzierung nach hinten zu sind ein Hinweis dafür, dass die Organanlagen (Mesoblast, Chorda, Medullarrohr) einen Zuwachs an Material aus dem Primitivstreifen erhalten, dass, mit anderen Worten, der hintere Teil des Embryos aus dem Primitivstreifen herauswächst. Besonders gut lässt sich das gerade am Medullarrohr konstatieren.

Schon in den Stadien des noch offenen Medullarrohres lässt sich an Querschnitten erkennen, wie noch eine Strecke weit vor der Blastoporusöffnung das Medullarrohr oder die eingekrümmte Medullarplatte im Zusammenhang mit der Chordaanlage steht (21 b), obschon sich in der Stellung der Kerne bereits die beginnende Trennung und Differenzierung dokumentiert (cf. Fig. 13 a′, 14). Näher an dem Blastoporus hört (21a) dann diese Andeutung der Trennung auf und bald darnach ist in den Wülsten auch das seitliche Mesoderm (Beginn 21 a links) und das Hornblatt nicht mehr abzugrenzen. Es findet also ein allmählicher Übergang der Medullarwülste in den Primitivstreifen statt, die Medullarwülste laufen in Primitivwülste, die Medullarrinne in die kurze Primitivrinne aus, welche über den Primitivstreifen nach hinten zum Blastoporus zieht. Dieses Verhalten besteht von vorn herein, bei Alytes hört in jedem Stadium die Medullaranlage eine Strecke weit vor dem Blastoporus auf, niemals gehen die Medullarwülste noch in die seitlichen Blastoporuslippen über, niemals umgreifen also die Medullarwülste den Blastoporus; das Medullarrohr schliesst sich vor dem Blastoporus. Da sich die Medullarwülste nicht auf dem Blastoporus vereinigen, kann es bei Alytes im Gegensatz zu Rana nicht zur Bildung eines Canalis neurentericus kommen; ich habe trotz eifrigsten Suchens niemals eine Erscheinung an den Eiern finden können, welche als neurenterischer Kanal gedeutet werden könnte. Der Canalis neurentericus liegt bei Rana am vordersten Ende des Primitivstreifens, unmittelbar hinter der Chorda; bei Alytes müsste man ihn an derselben Stelle erwarten, und es kann die Primitivrinne also nicht einmal als ein offener neurenterischer Kanal gedeutet werden. Die vordere etwas weitere Öffnung in der Zeit des 8 förmigen Blastoporus kann schon darum nicht als neurenterischer Kanal angesprochen werden, weil unter Umständen zur Zeit ihres Bestehens eine erkennbare Medullarausbildung überhaupt noch nicht besteht.

Die Differenzierung des Medullarrohres und der Chorda aus dem Primitivstreifen heraus kommt übrigens auch an den Längsschnitten gut zum Ausdruck, und es lässt sich an ihnen die verschieden weitgehende Ausdehnung der Anlagen nach hinten hin leicht übersehen (Fig. 13, 14, 15, 16). In der Fig. 13 a' bemerkt man, wie das Medullarrohr in seinem hinteren Ende mehrere Ausweitungen zeigt; die in der Figur erkennbaren kleinen Höhlen sind auf dem benachbarten Schnitt, durch das durchgehende sehr enge Lumen des Rohres mit einander verbunden; das letzte öffnet sich nach aussen. Die Bildung des Medullarkanals aus dem Primitivstreifen scheint nicht mit der Regelmäfsigkeit und Exaktheit sich zu vollziehen, wie durch die Einfaltung der typischen Medullarwülste. Auch im Stadium des geschlossenen Medullarrohres (Fig. 14, 15) und der beginnenden Schwanzausbildung (16) bleibt das Medullarrohr im direkten Zusammenhang mit dem Primitivstreifen.

Der seitliche (segmentierte) Mesoblast steht mit dem Primitivstreifen im Zusammenhang (Fig. 13 b) und es ist nur natürlich, wenn auch er von dort her Zellmaterial zur Verstärkung erhält; dass es wirklich der Fall ist, lässt sich schwer beweisen, da die Segmentierung nicht bis in den Primitivstreifen hinein reicht; bei einem Embryo mit 6 bis 8 Urwirbeln (Stadium XVIII, XIX) reicht sie aber schon ziemlich nahe heran. Ebenso wahrscheinlich ist es, dass der Primitivstreifen auch den hinteren Teil des Ektoblastes und Entoblastes, letzteren wenigstens soweit er später die Chorda noch überzieht, entstehen lässt; für die Entstehung des Entoblastes aus dem Primitivstreifen spräche auch das Auftreten des kleinen Darm- resp. Kloakendivertikels auf Figur 16; diese Erscheinung ist in meinen Stadien das einzige, was als ein allenfalls vorkommender Schwanzdarm zu deuten wäre.

Ausser dieser Differenzierung nach vorn zeigt mit der beginnenden Schwanzsprossung der Primitivstreifen noch eine

Wachstumsleistung nach hinten; er liefert das Material für den Schwanz, vielleicht ist davon auszunehmen der Ektoblast; derselbe reicht im Stadium XIX schon weit über die Masse des Primitivstreifens hin, er hat sich vermutlich aus ihm selbständig gemacht; indem nur der Primitivstreifen nach hinten hin sich vorbaucht, schiebt er dies differenzierte Ektoderm vor sich her (Fig. 16), so dass nur die Unterseite des Schwanzes und diese auch nur an der Wurzel auf ihrer Oberfläche den Primitivstreifen aufweist. Der Primitivstreifen hat dann also eine freie Oberfläche nur als Kloakenbegrenzung, und die Kloake ist *überall* vom Primitivstreifen selbst ausgekleidet.

Der Primitivstreifen liefert also:

den hinteren Teil des Medullarrohres,
der Chorda,
des Ektoblastes,
des Entoblastes,
» » des seitlichen Mesoblastes,
den Schwanz und

der Rest des Primitivstreifens geht schliesslich als Kloakenbegrenzung auf.

In dem letzten Abschnitt habe ich die mannigfachen Parallelen, die sich zu der Entwicklung der höheren Wirbeltiere ergeben würden, nicht weiter ausgeführt, sondern mich höchstens auf Andeutungen beschränkt und den einfach beschreibenden Ton nach Möglichkeit zu wahren gesucht. Obwohl es auch gelingt die Entwicklung der niederen Wirbeltiere mit der Schilderung in Einklang zu bringen und obwohl mir auch einige selbstgewonnene Erfahrungen über die jungen Entwicklungsstadien von anderen anuren und urodelen Amphibien zur Verfügung stehen, scheue ich mich einstweilen vor einer zu stark ausgesprochenen Verallgemeinerung der Schlüsse, die ich aus meinen immerhin nur an dem einen Tier gemachten Beobachtungen ziehe.

Literatur-Verzeichnis.

Balfour, F. M. Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

— Handbuch der vergl. Embryologie, übers. v. Vetter. Jena 1880. 2. Band.

Ballowitz, E. Über Epithelabstossung am Urmund. Deutsche medizin. Wochenschr. Bd. 27, Nr. 35 und Nr. 38.

— Die Gastrulation bei der Ringelnatter. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 70, p. 675.

— Urmundbilder im Prostomastadium des Blastoporus bei der Ringelnatter. Arch. f. Anatomie (und Physiologie). 1902, p. 149.

Bergh, R. S. Das Schicksal isolierter Furchungszellen (Ref.). Zool. Centralblatt. Jahrg. 7, p. 1.

Brachet, A. Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures. Archives de Biologie, T. 19.

— Recherches expérimentales sur l'oeuf de Rana fusca. Arch. de Biol. T. 21, p. 103.

Brauer, Aug. Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrbuch X.

Braus, H. Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula. Anat. Anzeiger 20, p 238.

Born, G. Erste Entwickelungsvorgänge. Referate in „Ergebn. d. Anatomie und Entwickelungsgesch." I (1891), II (1892).

Erlanger. Über den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehung zum bleibenden After. Zool. Jahrbuch IV.

— Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anat. Anzeig. VI, Nr. 23 und 24.

Eycleshymer, A. C. The formation of the embryo of Necturus with remarks on the theory of concrescence. Anatom. Anzeig. 21, p. 341.

Gasser, E. Über die Entwickelung von Alytes obstetricans. S. B. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. in Marburg 1882, 7. Oktober.

Gerhardt, Ullr. Die Keimblattbildung bei Tropidonotus natrix. Anat. Anzeig. 20, p. 241 und 570.

Götte, A. Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Hertwig, O. Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jena. 1. Teil (Triton) 1881. 2. Teil (Rana temp.) 1883.

— Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. XXXIX.

— Strittige Punkte aus der Keimblattlehre der Wirbeltiere. Sitzungsberichte d. Preuss. Akad. d. Wiss. 1901.

— Die Rolle des Urmundes beim Aufbau des Wirbeltierkörpers. Verhandl. v. 5. internat. zoolog. Kongr. Berlin 1901, p. 423.

Hubrecht, A. A. W. The Trophoblast. Anat. Anzeig. 25, p. 106.

Ikeda, Sakujiro. Contributions to the Embryology of Amphibia. The Mode of Blastopore Closure and the Position of the embryonic Body Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokio. Vol. 17. Art. 3, p. 1—90.

Johnson, A. On the Fate of the Blastopore and the Presence of the primitive Streak in the Newt. Quart.-Journ. of Mikrosk. Science N. S. XXIV, 1884.

Johnson, A. and L. Sheldan. Notes on the Development of the Newt. Ibid. XXVI. Part. 44.

Keibel. Gastrulation und Keimblattbildung der Wirbeltiere. (Ref.) Ergebn. d. Anat. und Entwickel. X.

Kerr. Development of Lepidosiren paradoxa. Quart.-Journ. of Mikrosk. Science 45.

— The external Features in the Development of Lep. paradoxa. Philos. Transact. Roy. Soc. Serie B. Vol. 192.

King, Helen Dean. The Gastrulation of the eggs of Bufo lentiginosus. The Amerikan Natural. Vol. 36, p. 527.

Kopsch, Fr. Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- und Froschei. Verh. d. anat. Ges. 1895

— Über das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Int. Monatschr. f. Anat. und Phys. XVII. 1900.

— Über die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo und über die ihm homologen Teile bei den Embryonen niederer Wirbeltiere. Verh. des 5. Int. Zool. Congr. Berlin 1901, p. 1018.

Krautstrunk, F. Beiträge zur Entwickelung der Keimblätter von Lacerta agilis. Anat. Hefte 18, H. 3., p. 561.

Lwoff, B. Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei Wirbeltieren. Moskau 1894.

Morgan, T. H. On the Amphibian Blastopore. Stud. Biol. Labor. I. Hopkins Univ. Baltimore. IV, 190.

— The Gastrulation of Amphioxus. Journ. of Morph. Vol. 16, p. 569.

— The Relation between normal and abnormal Development of the Embryo of the Frog as determined by Injury to the Yolkportion of the Egg. Arch. f. Entw. mech. 15, p. 238.

Moskowski. Zur Frage des Urmundschlusses bei Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. und Entw. 60, p. 407.

— Über den Anteil der Schwerkraft an der Entwickelung des Froscheies. Verh. der anat. Ges. Heidelberg, 1904, p. 27.

Nowack, Kurt. Neue Untersuchungen über die Bildung der beiden primären Keimblätter und die Entstehung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo. Inaug.-Diss. Berlin 1902.

Peter, Karl. Einiges zur Gastrulation der Eidechse. Zeitschr. f. mikrosk. Anat. 63, p. 659.

Rabl, C. Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrbuch XV, 1889.

Reuter, K. Über die Entwickelung der Darmspirale bei Alytes obstetricans. Anat. Hefte 42–43. 1900.

— Über die Rückbildungserscheinungen am Darmkanale der Larve von Alytes obstetricans. Anat. Hefte 45, 49. 1900.

Rhumbler, Ludwig. Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges, insbesondere der Invagination. Archiv f. Entw.mech., Bd. 14, p. 401.

Robinson, A. and Assheton, R. The Formation and Fate of the primitive Streak of Rana temporaria. Quart.-Journ. of Mikr. Sc. N. S. XXXII, Part. 4. 1891.

Roux, W. Über die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. Verhandl. der anat. Ges. 1888 (Würzburg).

Rückert, J. Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier Festschrift z. 70. Geb. v. C. v. Kupffer. Jena 1899.

Samassa. Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. I. Selachier, II. Amphibien. Arch. f. Entw.mech. II. 1895.

Sarasin, P. und F. Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. II, Hefte 1 und 3. Wiesbaden 1887.

Schanz. Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. 21. 1887.

Schultze, O. Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Festschrift f. Kölliker. Leipzig 1887.

— Über Achsenbestimmung des Froschembryo. Biol. Centralbl., VII, 19, 1887.

— Über die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Z. f. wiss. Zool., XXXXVII. 1888.

— Über die Entwickelung der Medullarplatte des Froscheies. Verhandl der phys. med. Ges. Würzburg. N. F. XXIII. 1890.

— Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1896.

Schwink, F. Über die Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. München 1889.

Scott, W. B. On some Points in the early Development of the common Newt. Quart.-Journ. of Mikr. Sc. N. S. XIX. 1879.

Semon, Rich. Die äussere Entwickelung von Ceratodus Forsteri. Semon Zool. Forschungsreisen, Bd. I. Jenaische Denkschriften, Bd. 4.

— Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri. Jenaische Denkschr., Bd. 4.

— Die ektodermale Mediannaht des Ceratodus. Archiv für Entw.-Mech., Bd. 11, p. 310.

Sidebotham, H. Note on the Fate of Blastopore in Rana temporaria. Quart.-Journ. of Mikr. Sc. N. S. XXIX. 1889.

Sobotta. Furchung des Wirbeltiereies. Referat in Ergebn. d. Anat. und Entw. 1897.

Spemann, Hans. Entwickelungsphysiologische Studien am Tritonei. Arch. f. Entw.mech., Bd. 16, p. 551.

Spencer, B. On the fate of the blastopore in Rana temporaria. Zool Anz. VIII. 1885.

Strahl, H. und Krautstrunk, F. Über frühe Entwickelungsstadien von Lacerta vivipara. Anat. Hefte. Bd. 18, H. 3, p. 551.

Todd, Anne Hampton. Results of Injuries of the Blastopore Region of the Frog's Embryo. Arch. f. Entw.-Mechan. Bd. 18, p. 489.

Torrey, John Cutter The early Development of the Mesoblast in Thalassema. Anat. Anz. Bd. 21, p. 247.

Virchow, H. Dotterzellen und Dotterfurchung bei Wirbeltieren. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. VI. Wien 1892.

Virchow, H. Dottersyncytium, Keimhautrand u. s. w. Referat in Ergebn. d. Anat. und Entw. Bd. VI.

Vogt, C. Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Solothurn 1842.

Wilson, H. V. Formation of the Blastopore in the Frog Egg. Anat. Anz. Bd. 18, p. 209 und 384.

— Closure of Blastopore in the normally placed Frog Egg. Anat. Anz., 20, p. 123.

Ziegler, F. Zur Kenntnis der Oberflächenbilder der Ranaembryonen. Anat. Anz. VII. 1892. Nr. 7 und 8.

Ziegler, F. und H. E. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39.

Figuren-Erklärung.

Tafel 26.

Oberflächenbilder in fortlaufender Reihe.

In den Figuren X und XVI bis XIX geben die ohne Zusatzbuchstaben die Blastoporus- resp. Afterpartie wieder, während die mit dem Index a bezeichneten den Kopfteil resp. in XVIIIa und XIXa eine Seitenansicht derselben Eier bieten.

Die Numerierung dieser Oberflächenfiguren dient gleichzeitig zur Bezeichnung der Stadien der Entwicklung im Text (römische Ziffern).

I bis VII. Blastoporusrinne vom ersten Anfang bis zur Verengerung der Öffnung zum kleinen Kreis (Kreisform).

In Fig. VII (ebenso in VIII) Andeutung einer Primitivrinne.

VIII. Zwiebelform des Blastoporus; der Dotterpfropf ist ins Innere geschlüpft und im Grunde der Öffnung sichtbar.

IX bis XIV. Schluss des Blastoporus durch seitliche Vereinigung seiner Lippen (Achtform und Punktform). In X und Xa ist die als Kopffortsatz des wulstartigen Primitivstreifens erscheinende Chordaanlage als heller Streifen sichtbar. In XI und XII bedeutet der helle Mittelstreifen der Zeichnung die Medullarrinne (siehe Seite 327).

XI bis XVII. Medullaranlage vom Beginn der Erkennbarkeit bis zum Schluss des Rohres.

XI und XII. Plattenförmige Anlage.

XIII. Erhebung der Medullarwülste; Absetzung der Hirnblasen.

XIV. Beginn des Verschlusses; neben der dritten Hirnblase die erste Andeutung der Kiemenbogen.

XV. Das Medullarrohr ist bis auf einen kleinen Teil im Bereiche der dritten Hirnblase und des Hinterendes geschlossen. Die Kiemenbogen sind als glatte Wülste neben der Medullaranlage erkennbar.

XVI. Medullarrohr nur hinten noch offen. 3 Urwirbel erkennbar.

a) Auswachsen des sekundären Vorderhirnes.

XVII. Medullarrohr vor dem Blastoporus geschlossen.

a) 6 Urwirbel. Die 4 Visceralbogen umgreifen den Kopfteil der Medullaranlage im Bogen. Die in eine gemeinsame Spitze auslaufenden vier Wülste legen sich vorn dicht an das sec. Vorderhirn an.

Erster Anfang der Augenblase auf dem Absatz des sec. Vorderhirnes.

XVIII. Die Grube des Blastoporus wieder grösser. Durch Streckung des Embryos und Auswachsen des Schwanzes werden seitlich neben dem Hinterende des Medullarrohres zwei Falten gezogen.

a) Knickung des Embryos im Bereich des Hinterhirns (Nackenbeuge). Primäre Augenblase erkennbar auf dem Vorderhirn.

XIX. Die Schwanzknospe deckt den Blastoporus fast zu.

a) Auch im Bereich des Zwischen- und Mittelhirns neue Knickung des Embryos (Scheitelbeuge). Der Kopfteil hebt sich ebenfalls mehr vom Dotter ab. Augenblase eingestülpt.

Tafel 27 bis 34.

(Figg. 1—16. Längsschnitte).

(Figg. 17—22. Querschnitte, resp. Querschnittsserien).

Tafel 27/28.

Längsschnitte.

In den jungen Stadien ist das dünne Dach vielfach infolge der Behandlung eingesunken.

Fig. 1. Blastula vor Beginn der Blastoporuseinstülpung.
Medianschnitt.
Spalt zwischen Ektoderm und Dotterzellmasse;
Randzone.

Fig. 2. Beginnende Blastoporuseinstülpung. Medianschnitt. Ei des Stad. I/II.
Ektoderm: Grundschicht und Deckschicht.
Randzone.
Dotterentoblast.
Spalt zwischen Ektoderm und Dotterentoblast.

Fig. 2 a. Aus demselben Schnitte stärkere Vergrösserung zur Illustration der Zellformen an der Blastoporusrinne.

Fig. 2 b. Gleiche Stelle aus einem seitlich belegenen Sagittalschnitt eines etwas jüngeren Eies, die Zellformen im ersten Beginn der Einstülpung zeigend.

Fig. 3. Ei des Stadiums II. Sagittalschnitt

Keimblätterspalt auch vorn vorhanden.

Randzone vorn näher an den Blastoporus herangerückt.

Fig. 4. Ei des Stad. III kurz vor Schluss des Blastoporuskreises

Fig. 5. Ei des Stad. IV (Medianschnitte).

Über der Furchungshöhle exzentrisch nach vorn noch eine einblättrige Zone. Urdarm verlängert. Randzone bis auf 100—110° an die dorsale Blastoporuslippe herangerückt.

Fig. 6. Ei des Stadiums IV/V (Medianschnitt), gerade eben geschlossener Blastoporusring. Überall (ausgenommen den Dotterpfropf) zweischichtiger Keim. Abstand der dorsalen und ventralen Blastoporuslippe etwa 90—100°.

Furchungshöhle nach vorn gedrängt. Urdarm in die Furchungshöhle durchgebrochen, in der Kommunikationsöffnung Niederschläge aus der Höhlenflüssigkeit.

Verschiedene Dicke der Wand im Bereich der Furchungshöhle und des Urdarmes.

Fig. 7. Ein klein wenig älteres Ei (Stadium V/VI). Dotterpfropf etwas kleiner (50—60°).

Ausgleich der Wandung der beiden Höhlen ventral, grössere Wandstärke des Daches im Furchungshöhlenanteil.

Lange Zellen an der ventralen Blastoporuslippe.

Fig. 8. Ei des Stadiums VII. Schnitt ein klein wenig schief. Ektoblast überall zweischichtig, auf der Dotterzellmasse stark verdünnt.

An der ventralen Lippe beginnende Mesodermdifferenzierung.

Im Dotterpfropf sind die Zellen lang gezogen oder platt gedrückt.

Dorsale Blastoporuslippe etwas nach innen eingerollt und nach dem Dotterpfropf hin stark abfallend; vor der Verdickung wegen des schiefen Schnittes eine Strecke weit dreiblättrig (cf. Fig. 18).

Tafel 29/30.

Längsschnitte.

Fig. 9. Blastoporusöffnung eines Eies aus dem Stadium VIII/IX äusserst wenig neben der Medianlinie. Ventrale und dorsale Blastoporuslippe.

Seitliche Blastoporuslippe mitgetroffen, im Zusammenhang stehend mit der dorsalen und den mittleren Lagen der ventralen Lippe.

Dotterpfropf im Innern des Eies.

Fig. 10. Annähernde Sagittalschnitte (etwas schräg) aus einer Serie des Stadiums IX/X.

a. } entspricht dem Medianschnitt { dorsal.
b. } entspricht dem Medianschnitt { ventral.

† dorsaler } Teil des Blastoporus.
† † ventraler } Teil des Blastoporus.

a. dorsal Primitivstreifen, davor zwei Keimblätter; ganz vorn (mehr seitliche Partie) drei Keimblätter.

b. Primitivstreifen kürzer, überall drei Keimblätter. Am Boden des Urdarmes die sich hier angliedernden langgestreckten Zellen des Dotterpfropfes.

c. Schnitt durch die seitliche Blastoporuslippe mit Primitivstreifenpartie; Zusammenhang der Keimblätter. s. seitlicher Teil des Blastoporus.

Dorsal: Ekto-, Meso-, Entoblast.

Primitivstreifen (seitliche Blastoporuslippe).

Ventral: Ektoblast, Mesoblast, Dotterzellen.

Es löst sich ventral zunächst Ektoblast, dann ein sehr lockerer Mesoblast ab.

d. Noch mehr seitlich gelegener Längsschnitt.

Ektoblast dorsal und ventral in direktem Zusammenhang (Dicke verschieden).

Entoblast geht in den Dotter am hinteren Urdarmwinkel über.

Mesoblast ventral weiter ausgedehnt, dann verliert er sich auch in die Dotterzellmasse.

Fig. 11a u. b. Aufeinander folgende Medianschnitte eines Eies aus dem Stad. XI. † und † † wie bei Fig. 10.

Fig. 12. Medianschnitt aus dem Stadium XV.

Durch Auswachsen der Embryonalanlage ist die Blastoporusöffnung mehr an die dorsale Seite gelangt.

Blastoporus wieder weiter geworden; oben vom Primitivstreifen begrenzt; noch offenes Medullarrohr.

Dieser Schnitt im Vergleich mit 11 a und 13 a zeigt, wie sich die ventrale Blastoporuslippe in eigentümlicher Weise nach einwärts verzieht, so dass das ventrale Urdarmdivertikel verstreicht und der Punkt, an dem die Lippe dreischichtig wird, weiter nach oben an die Kante zu liegen kommt.

Die ventrale Lippe dreischichtig; Mesoblast wird ebenso wie der Ektoblast ganz dünn; er erstreckt sich noch eine Strecke weit über das Ei.

Der hintere Teil des Urdarmes wird auch ventral von ziemlich kleinen Epithelzellen ausgekleidet; bis zu einer scharf ausgeprägten Stelle, wo mit plötzlichem Einsinken der Wand grössere Zellen die Begrenzung übernehmen.

Fig. 13a. Medianschnitt
b. Seitlicher Sagittalschnitt } durch ein Ei des Stadiums XVI.

a') b') } Stärkere Vergrösserung des hinteren Teiles dieser Schnitte.

† Übergangsstelle des Mesoblastes in den Dotter.

In Figur 13a ist vorn zwischen Ektoblast und Dotterzellen kein Mesoblast zu erkennen.

Fig. 13b. Primitivstreifen seitlich; Vergleich mit 10c!

Tafel 31/32.

Längsschnitte.

Fig. 14. Hinterer Teil des Medianschnittes aus dem Stadium XVII.

Entstehung des Medullarkanales aus dem Primitivstreifen.

Hinterer Teil des Darmes spaltförmig.

Fig. 15. Aus dem Stadium XVIII.

a. Medianschnitt.

b. Vorderer Teil eines etwas seitlichen Sagittalschnittes.

Fig. 16. Längsschnitt (sehr wenig neben der Medianlinie) durch ein Ei des Stadiums XIX.

Da die Schwanzknospe etwas seitlich abgewichen ist, wurde diese Gegend schräg getroffen.

Querschnitte.

Fig. 17. Querschnitt durch den hinteren Teil einer Blastula kurz vor der Blastoporuseinsenkung; an dem Ei war äusserlich nichts von einer Blastoporusrinne zu erkennen.

Ektoblast in mehrfacher Lage wegen der nicht mehr radiären Richtung des Schnittes.

Am Grunde der Furchungshöhle der Zellenbuckel, er stösst beiderseits im spitzen Winkel, der sich in einen kurzen Spalt fortsetzt, an die Randzone an.

Fig. 18. Querschnitte durch ein Stadium V/VI.

a. hinten: Ektoblast zweischichtig.

Mittelstreifen nach den Seiten sich in Meso- und Entoblast spaltend. Beide gehen wiederum in den primären Entoblast seitlich über.

b. Weiter vorn.

Die Trennung von Meso- und Entoblast neben dem Mittelstreifen gerade beginnend, nach den Seiten nur für eine schmale Strecke ausgebildet.

Fig. 19. Querschnitte durch ein Stadium VII.

a. hinten: Ektoblast.

Mittelstreifen schmäler und dicker gegenüber 18 a, seitlich davon Mesoblast und Entoblast, beide gehen in den primären Entoblast. resp. die Dotterzellen über.

b. weiter nach vorn: Mittelstreifen breiter; links und besonders rechts Beginn der Aufspaltung; zwischen den kleinen Lücken besteht Zusammenhang der beiden inneren Lagen.

c. noch weiter vorn: In der Mitte drei Keimblätter; nach den Seiten zu verlieren sich die beiden inneren im primären Entoblasten.

Fig. 20. Querschnitte durch ein Stadium XII.

Reihenfolge von hinten nach vorn.

a. Schnitt 16. der Serie. Ektoblast, darunter in der Dotterzellmasse eine Kernanhäufung.

b. Schnitt 36. Ektoblast.
Mesoblast an Stelle der Kernanhäufung.
Dotterzellmasse.

Tafel 33/34.

Fortsetzung von Figur 20.

c. Schnitt 43. Lumen des ventralen Urdarmdivertikels.
Ektoblast, Mesoblast, Entoblast.

d. Schnitt 52. Ventraler Teil des Primitivstreifens, (ventrale Blastoporuslippe) mit ventraler Primitivrinne und Entodermrinne

e. Schnitt 61. Blastoporusöffnung und Blastoporuslippen (seitlicher Primitivstreifenteil).

f. Schnitt 81. Dorsale Blastoporuslippe, Primitivstreifen mit Primitivrinne.

g. Schnitt 98. Ektoderm und Mesoderm (resp. Primitivstreifen) fast vollständig getrennt. In der Medianlinie besteht noch für 3 Schnitte Zusammenhang.

Primitivstreifenwulst gegen den Urdarm vorspringend. Verdickung des Ektoderms zur Medullaranlage.

h. Schnitt 111. Ektoderm und Mesoderm getrennt.

Mesoderm noch nicht von dem Mittelstreifen (Kopffortsatz des Primitivstreifens) abgesetzt.

In der Medianlinie anstatt des Wulstes plötzlich eine Rinne (cf. 11 a und b).

Die Zellen der Chordaanlage hoch palissadenförmig.

i. Schnitt 118. Rechts Abtrennung der Chordaanlage von der seitlichen Mesoblastplatte, links nur der erste Beginn der Abtrennung.

i'. Stärkere Vergrösserung des Schnittes mit den genauen Zellkonturen.

k. Schnitt 126. Mesoblastabschnürung an der linken Seite weiter vorgeschritten, aber noch nicht vollständig erfolgt.

l. Schnitt 158. Seitliche Mesoblastplatten von der Chordaanlage frei.

m. Schnitt 213. Rinnenförmige Einsenkung auf der Chordaanlage in ihrem vorderen Teil.

Fig. 21. Querschnitte durch ein Stadium XIV/XV.

a. Im Primitivstreifen Zusammenhang

von Medullaranlage und Chordaanlage } untereinander

und mit

dem seitlichen Ektoblast (Hautblatt),
Mesoblast,
Entoblast.

Trennung von Medullaranlage und seitlichen Mesoblast; der Grund der Medullarrinne ist also Primitivrinne. Erstere reicht von Medullarwulst zu Medullarwulst, letztere entspricht nur dem medianen tiefsten Teil, wo Medullaranlage und Chordaanlage nicht getrennt sind (Primitivstreifen). (cf. Fig. 22 b u. c).

b. Trennung der Chordaanlage von den seitlichen Mesoblastplatten beginnend; noch nicht vollständig. Differenzierung der Medullaranlage und Chordaanlage an der Kernstellung erkennbar.

c. Trennung der Chordaanlage und Medullaranlage plötzlich erfolgt. Rechts Mesoblastplatte abgetrennt, links noch nicht vollständig.

d. Trennung der Chorda gegen die Mesoblastplatten vollständig.

e. Beginnende Abschnürung der Chorda vom Entoderm.

Fig. 22. Querschnitte durch ein Stadium XV/XVI.

a. Kurz vor dem Blastoporus.

In der Mitte Primitivstreifen, daraus nach den Seiten hervorgehend die drei Keimblätter.

Kernstellung im Medullaranlagenbezirk!

Lumen der Darmhöhle breit, spaltförmig; auch ventral mit kleinen Zellen ausgekleidet. Nach einwärts davon, nicht durch einen Spalt getrennt, Dotterzellen

b. Primitivstreifen wie 21 a.

c. ,, ,, ,,

d. ,, ,, 21 b.

Abtrennung der Mesoblastplatten vom Nervenrohr und Chorda. Chordarinne. Spaltbildung in den Mesoblastplatten.

e. cf. 21 d. Abtrennung der Chorda vom Ektoblast und vollständig von den Mesoblastplatten.

Chordarinne.

f. cf. 21 e. Abschnürung der Chorda vom Entoblast.

g. Chorda fertig abgeschnürt. Spaltbildungen und Höhlen im Mesoblast. Ventrale Darmauskleidung nur in den Seitenteilen von kleinzelligem Epithel bewirkt.

Medial noch grosse Dotterzellen in einer Versenkung gegenüber dem wallartig vorspringenden Entoblast.

Darmlumen breit, flach.

Aus dem anatomischen Institut in Basel.

DER INHALT

DES

CANALIS CRANIO-PHARYNGEUS.

VON

HARUJIRO ARAI,

TOKYO, JAPAN.

Mit 14 Figuren im Text.

Der Kanal im Keilbeinkörper, welcher von der Sattelgrube zur Schädelbasis führt, heisst Canalis cranio-pharyngeus (Landzert). Bekanntlich hängt dieser Kanal mit dem embryonalen Hypophysengang insofern zusammen, als der epitheliale Gang samt dem begleitenden Mesoderm in einen knorpeligen Kanal eingeschlossen wird, der mit seinem ganzen Inhalt in der Regel verschwindet. Der abnorm persistente Gang stellt bei dem Neugeborenen und Erwachsenen eben den Canalis cranio-pharyngeus dar. Er ist bei dem erwachsenen Menschen selten zu finden, bei Kindern aber, besonders bei Neugeborenen, wird er häufiger angetroffen. In der Tierwelt kommt der Canalis cranio-pharyngeus öfter vor als beim Menschen, bei manchen Nagetieren, z. B. beim Kaninchen, tritt er als ständige Erscheinung auf. Mit dem Inhalt dieses Kanales will ich mich vorzugsweise befassen. Deshalb ist die Literatur nur nach dieser Seite hin herangezogen. Bezüglich des Vorkommens und der Varietäten des Kanales verweise ich auf die Arbeit von Sokolow, welche ebenfalls in dem anatomischen Institut zu Basel ausgearbeitet wurde. Folgendes sind chronologisch geordnet die Befunde einiger Autoren über Vorkommen und Inhalt des Canalis cranio-pharyngeus a) bei Säugetieren (Kaninchen, Katzen, Affen etc.) und b) beim Menschen.

a) Bei Säugetieren.

An dem Medianschnitt der Schädelbasis eines 2,2 cm langen Rindsembryo fand Dursy (1) die Schädelbasis zwar verknorpelt, jedoch einen breiten bindegewebigen Streifen, der in der Sattelgrubengegend die knorpelige Anlage des hintern Keilbeinkörpers

vollständig in eine hintere und eine vordere Abteilung trennte. Dieser Streifen ging kontinuierlich in das Gewebe der untern Fläche der knorpeligen Schädelbasis über und trug ein von hier aus in die Sattelgrube aufsteigendes grösseres Blutgefäss. Der Knorpel der Schädelbasis zeigt also an dieser Stelle eine durch Bindegewebe ausgefüllte Lücke, durch die in früherer Zeit die Rathkesche Tasche und der Hypophysengang ihren Weg mitten durch den hinteren Keilbeinkörper genommen hatten. Auch am Medianschnitt eines 2,3 cm und eines 2,5 cm langen Rindsembryo fand er ein ähnliches Verhalten der knorpeligen Schädelbasis, indem dieselbe innerhalb des hinteren Keilbeinkörpers durch einen breiten Bindegewebsstreifen völlig unterbrochen war und hier die Chorda unter Bildung einer spitzwinkligen, mit der Convexität dorsalwärts gerichteten Krümmung bis zur Sattelgrube vordrang. Am Medianschnitt etwas älterer Rindsembryonen von 4 cm bis 6 cm war die Schädelbasis ebenfalls noch völlig knorpelig, die den hinteren Keilbeinkörper durchsetzende Lücke jedoch war geschwunden und durch einen, wenn auch sehr niedrigen, Knorpel geschlossen.

Beim Schwein lag bei älteren Embryonen (Länge von 7 bis 8 cm) unter der Sattelgrube bereits der Knochenkern des hinteren Keilbeinkörpers, welcher von einem starken vertikal aufsteigenden Blutgefässe durchzogen wurde. Dieses Verhalten erinnert an die bei dem Rinde festgestellten Tatsachen und zeigt, dass auch beim Schwein eine den hinteren Keilbeinkörper zentral durchsetzende Lücke der knorpeligen Schädelbasis bestand, durch welche die Rathke'sche Tasche ihren Weg nahm.

Nach W. K. Parker & G. F. Bettany (2) entbehrt die Sella turcica bei den Rodentia dauernd eines knöchernen Bodens, weshalb sich denn im ausgewachsenen Schädel in der Mittellinie eine Öffnung an dieser Stelle findet.

Romiti (3) untersuchte bei erwachsenen Exemplaren von Lepus cuniculus (Kaninchen) und Lepus timidus (Hase) den

Canalis cranio-pharyngeus. Bei alten Kaninchen war der Türkensattel oder die Hypophysengrube geräumig und mit schrägen Wänden versehen, die ihr Trichterform gaben. Am Boden befand sich ein ovales 2 mm in der Längsachse messendes Loch; oft fand es sich doppelt und die beiden Löcher waren longitudinal gelagert. Ähnlich, nur von grösseren Proportionen ist die Gestaltung beim Hasen; dass Loch mafs im Maximaldurchschnitt $2^1/_2$ mm.

Als Inhalt des Canalis cranio-pharyngeus bemerkt man beim frischen menschlichen Fetus eine kleine Verlängerung der Dura mater, einige hauptsächlich venöse Blutgefässe und lockeres Bindegewebe. Ebenso enthält beim Kaninchen und beim Hasen die Grube eine Verlängerung der Dura mater; nach aussen trennt eine Schicht sehr lockeren Bindegewebes die Dura mater von der knöchernen Oberfläche. Es finden sich viele und sehr feine, grösstenteils venöse Blutgefässe; einige Verzweigungen durchziehen die Höhlung und verlieren sich in der Pharynxwölbung. Bei einer jungen Hauskatze fand sich ein ganz feiner Canalis cranio-pharyngeus, durch den man kaum eine dünne Borste hindurchführen konnte.

Maggi (4) untersuchte mehr als 50 Stück Kaninchen (einige neugeborene und junge, viele ausgewachsene und alte Tiere). Der Canalis cranio-pharyngeus kommt bei allen vor, seine Länge beträgt im Durchschnitt 4—4,5 mm; bei 4 auf 30 erwachsene Tieren hatte der Canal auf der Unterfläche des Keilbeinkörpers 2 Öffnungen, bei den übrigen 26 war er einfach. Form und Grösse der Löcher wechseln, je nachdem sie einfach oder doppelt sind: Das einfache Loch ist rhombisch, elliptisch u. s. w. bis rund und misst in der Länge 0,5—2 mm und in der Breite 0,5—1,5 mm, beim doppelten Loch ist das eine grösser als das andere, das kleine ist meistens rund (0,5 mm), das grössere hat verschiedene Formen (0,5—2 mm auf 0,5—1,5 mm), alle Öffnungen liegen in der Medianlinie. Aus der Form und den Mafsen der

beiden Öffnungslöcher, sowie aus ihrem Abstand von den Nähten der Sutura spheno-occipitalis und intersphenoidalis geht hervor, dass die Zweiteilung durch ein Knochenbälkchen sekundären Ursprungs erfolgt ist, das die ursprünglich einfache Öffnung zerlegt hat. Der nämliche Autor (5) untersuchte ferner 64 Schädel von Affen (10 Gorilla, 42 Orang, 5 Schimpanse, 7 Gibbon) und hat 19 mal diesen Kanal gefunden: 6 mal beim Gorilla, 9 mal beim Orang und 4 mal beim Schimpanse.

Bei der Hauskatze, männlich und weiblich (12 neugeborene, 3 junge, 8 erwachsene), war die untere Öffnung überall vorhanden, und zwar in einigen Fällen sogar doppelt (1 neugeborene, 1 erwachsene); bei diesen war das vordere Loch kleiner als das hintere [Maggi (6)].

An 112 Kaninchenköpfen (Lepus cuniculus) und 8 Hasenköpfen (Lepus timidus) neugeborenen, jungen, erwachsenen und alten beiderlei Geschlechts hat Le Double (7) den Kanal nur einmal vermisst.

Von Interesse sind die Befunde Waldeyers (8) beim Gorilla und beim Schimpansen. Auf 26 Gorillaschädel kamen 7 Fälle von Canalis cranio-pharyngeus. Darunter waren 2 von völlig durchgehendem Kanal, der aber nur eine Schweinsborste durchliess; es handelte sich um Schädel erwachsener Weibchen. In dem einen dieser Fälle war der Kanal vom Sinus sphenoidalis unterbrochen; beide Kanalstrecken, die von oben sowohl, wie die von unten beginnende, mündeten nach einem Verlauf von 2—3 mm in den Sinus sphenoidalis. Die übrigen 5 Fälle wurden nur aus der Lage einer Öffnung erschlossen. Auf 10 Schimpansenschädel kamen 4 Fälle von wohlausgebildeten, durch Sondierung und Aufsägen festgestellten Kanälen. Drei der Schädel gehörten indessen noch jungen Tieren an. Der vierte Fall verdient besondere Erwähnung; es handelt sich um den Schädel eines noch jungen, aber schon ausgewachsenen Individuums. Der Kanal, der eine Schweinsborste gut durchliess,

verläuft mitten im Septum sinuum sphenoidalium. Letztere sind stark entwickelt, sie erstrecken sich noch ein wenig in die Pars basilaris des Hinterhauptbeines hinein. Das Septum steht ziemlich genau median, der Sägeschnitt hatte es — er war absichtlich ein wenig extramedian geführt worden — unverletzt gelassen; man sieht schon am Septum von aussen her den Verlauf des Kanals als eine kleine an ihm aufsteigende Auftreibung. Wir haben hier einen Unterschied des Verlaufes zu dem vorhin erwähnten Falle vom Gorilla, wo der Kanal von oben und von unten her in den Sinus einmündete. Auf 36 Anthropoiden-Schädel (26 Gorilla, 10 Schimpansen) wurden also 6 sichere Fälle eines durchgängigen Kanals getroffen, was ungefähr 17 % entspricht. Wären die für den Gorilla nach dem Vorhandensein in der unteren Öffnung nach vermuteten Kanälen sicher, dann kämen auf 36 Schädel 11 Kanäle, was dem von Maggi gefundenen Prozentsatze entsprechen würde.

Waldeyer wirft ferner die Frage auf, ob der beim Kaninchen stets vorkommende Kanal einen echten Canalis cranio-pharyngeus darstellt, d. h. einen solchen, der durch den Entwicklungsgang der Hypophysis cerebri bedingt, dem Rathkeschen Gang zu homologisieren ist? Dass die untere Öffnung an der betr. Stelle stets vorliegt, sei noch kein Beweis. Er entscheidet sich dennoch dafür, dass die Hypophysenanlage denselben Weg genommen habe, wie später die Vene und dieser gewissermafsen den Weg gebahnt habe, da auf Durchschnitten frischer Kaninchenköpfe zu sehen ist, wie das in dem Kanal liegende Bindegewebe mit der Vene von unten her an die Hypophysis herantritt.

b) Bei dem Menschen

erwähnt Rathke (9) bereits 1839 einen von Klinkosch beschriebenen Fall von Gehirnbruch durch eine Öffnung im Keilbein, welcher bei einem neugeborenen Kinde mit mehrfach abnormer,

namentlich hydrocephalischer Bildung des Hirns angetroffen wurde. In der Sattelgrube befand sich eine federspulweite Öffnung, durch die ein Teil der harten Hirnhaut vorgefallen war, und einen in der Mundhöhle liegenden, haselnussgrossen Sack bildete, welcher die Hypophyse enthielt. Diese war übrigens hohl und ihre Höhle stand in einer widernatürlichen, mit vielem Wasser angefüllten und durch Erweiterung der Seiten und des dritten Ventrikels erzeugten Blase in Verbindung. — Vielleicht lässt sich das Zustandekommen dieses Vorfalles des Hirnanhanges mit der Annahme erklären, dass die Öffnung in der häutigen Basis cranii, durch welche ein Teil des Ektoderms gegen die Schädelhöhle hin sich ausgestülpt hatte, noch nicht geschlossen war, als die Hirnwassersucht entstand, und dass mit der Zunahme des hydrocephalischen Fluidums ein Teil der harten Hirnhaut samt den schon gebildeten Hypophysis durch jene Öffnung aus der Schädelhöhle herausgedrängt wurde. Das dürfte sich vielleicht um den 30. Tag des Embryonallebens ereignet haben.

Nach Luschkas (10) Befunden stellt die aus dem Knochenkanal hervorgezogene, zapfenartige Verlängerung eine Art von spitz in die Substanz des Keilbeinkörpers auslaufende fibröse Scheide dar, welche von einer weichen, rötlichen Substanz erfüllt wurde, die auf dem Türkensattel im Umfange der Mündung des Kanals frei zu Tage trat. Diese Substanz besass im wesentlichen die Qualitäten, welche der Masse des vorderen Lappens der Hypophyse zukommen, indem sie eine grosse Menge rundlicher, blasenartiger Gebilde enthielt. Kerne und ausgebildete Zellen fanden sich überall in eine Molekularsubstanz eingestreut, welche an den meisten Stellen anstatt eines Fasergerüstes vorhanden und von feinen Blutgefässen durchzogen war.

Landzerts (11) Untersuchungen an 100 frischen Schädeln neugeborener Kinder zeigten beim vorsichtigen Abpräparieren des Fasergewebes aus der Sella eine Verlängerung dieses Gewebes in die Substanz des hinteren Keilbeinkörpers. Auf dem Sagittal-

schnitte sieht man diesen Bindegewebsfortsatz in der Regel etwa in halber Höhe des Keilbeins und etwa in der Mitte zwischen Synchondrosis spheno-occipitalis und intersphenoidalis abgestumpft endigen. In 10 unter 100 Fällen aber reicht derselbe bis zur unteren Fläche des Keilbeins und hängt hier mit dem den Knochen bekleidenden Fasergewebe zusammen. Dann lässt er sich aus dem Knochen als zusammenhängender Strang herauspräparieren, welcher die Dura mater mit der äusseren Bekleidung der Schädelbasis verbindet. Dieser Strang ist in der Mehrzahl der Fälle hohl und es lässt sich von oben her eine Borste in ihn hineinführen.

Beim Fetus und öfters (in 10 $^0/_0$) beim Neugeborenen wird nach W. Krause (12) der Boden der Sella von einem Canalis cranio-pharyngeus durchbohrt, welcher einen Arterienast, sowie feine Venen enthält, ausserdem einen Fortsatz der Dura mater nach der Schädelbasis leitet und ursprünglich auch mit der Entwicklung der Hypophysis cerebri in Beziehung steht.

Die Spur des Hypophysenganges ist an den von Froriep (13) untersuchten Embryonen nur innerhalb des Knorpels erkennbar, beim Embryo als wirkliche Lücke, durch die das Perichondrium sich fortsetzt, später nur an der plötzlichen Parallelordnung abgeplatteter Knorpelzellen, die wie ein Strang in cranialwärts convexem Bogen die Basis durchsetzen.

Romiti (14) berichtet über 1 Fall von Canalis cranio-pharyngeus bei einem 5jährigen Mädchen. Er hatte den Canalis cranio-pharyngeus beim menschlichen Embryo und Fetus ungefähr in der gleichen Häufigkeit wie Landzert gefunden.

Suchannek (15) beobachtete beim Menschen (bei einem 4jährigen Mädchen, welches an Diphtheritis laryngis und Bronchopneumonie gestorben war), einen Kanal im Keilbeinkörper, der von der Sattelgrube zur Schädelbasis führte und eine Verlängerung der Hypophyse aufnahm.

Das Präparat zeigte am Rachendache gerade gegenüber der Hypophysisgrube eine Einsenkung und in dieser eine pilzförmige, rundliche, ca. 4 mm hohe und $3^1/_2$ mm im Durchmesser haltende Hervorragung. Ausserdem befand sich auf dem rechten Proc. clinoid. post. eine kleine, knopfförmige Exostose, die, der Sattellehne aufsitzend, 6 mm im sagittalen, 5 mm im frontalen und 3 mm im vertikalen Durchmesser zeigte.

Die Vermutung, dass das ca. 4 mm über dem oberen Rand der gut entwickelten Pharynxtonsille (vertikaler Durchmesser $1^3/_4$ cm, frontaler $1^1/_4$ cm) befindliche Gebilde in irgend einem Zusammenhang mit der Hypophysis stehen müsse, bestätigte sich, nachdem das (vorher in Müllerscher Flüssigkeit und Alkohol gehärtete) Präparat durch einen median verlaufenden Sägeschnitt geteilt war. Vorderer und hinterer Keilbeinkörper erscheinen durch die bis in die Rachenschleimhaut sich verlängernde Hypophysis deutlich voneinander getrennt. Mit grosser Evidenz hob sich die bräunliche Farbe der Hypophysis von der sie unmittelbar umgebenden fibrösen Hülle (Fortsetzung der Dura mater) und der sich daran anschliessenden kompakten Knochenlamelle des Keilbeinkörpers ab. Der sagittale Durchmesser des Stranges betrug in der Höhe der Sella turcica 4 mm, in der Rachenschleimhaut 2 mm, die ganze Länge desselben ca. 2 cm. Kleine Fragmente des Stranges aus der Höhle der Sella turcica, aus der Mitte und dem in der Rachenschleimhaut liegenden Teil entnommen, ergaben übereinstimmend die Struktur des Hypophysisgewebes. Im übrigen zeigten vorderer und hinterer Keilbeinkörper, deren spongiöse Substanz von einem $1^1/_4$—$1^1/_2$ mm dicken kompakten Knochensaum begrenzt waren, keine weiteren Anomalien; der sagittale Durchmesser des hinteren Keilbeinkörpers betrug ca. 1 cm; letzterer war, dem jugendlichen Alter der Verstorbenen entsprechend, mit dem Basalteile des Hinterhauptes noch nicht knöchern verbunden. Dieses Präparat enthielt, wie man nach der Schilderung annehmen darf, eine Hypophysis

accessoria, wie sie jetzt genannt werden darf, in dem Innern des Canalis cranio-pharyngeus (vergl. die Fig. 11).

Rossis (16) Studienmaterial bestand aus 3712 Schädeln, welche verschiedenen Zeitaltern und verschiedener Rasse angehörten: 2911 Schädel von Europäern, 801 Schädel von Nicht-Europäern. Von 2911 Europäerschädeln gehörten 2742 den verschiedenen Provinzen Italiens an, die übrigen 169 den anderen Teilen Europas. Zu den ersteren zählen ungefähr 950 Schädel des anatomischen Museums von Florenz, worunter 300 Schädel Geistesgestörter. Unter die italienischen rechnete er auch 212 etruskische Schädel und 67 aus dem alten Rom. Die kostbare Sammlung von nichteuropäischen Schädeln, welche im anthropologischen Museum in Florenz aufbewahrt ist, erlaubte ihm, 801 Exemplare aus allen Weltteilen zu studieren. Auf eine so grosse Zahl fand er den Canalis cranio-pharyngeus nur 9 mal vor.

Maggi (17) hat in der Schädelsammlung des anatomischen Museums der Universität von Pavia Untersuchungen über den Canalis cranio-pharyngeus angestellt und gefunden, dass er weniger selten ist, als man bisher glaubte.

Er zitiert 6 Fälle, nämlich:

1) 1 Kind von 3 Jahren und 2 Monaten,

2) 1 Knaben von 14 Jahren,

3) 4 Erwachsene.

Ausserdem erwähnt er die Existenz des Canalis cranio-pharyngeus an einem Peruvianerschädel aus dem Museo Civico von Mailand. Fall 1) wies 2 ectocranielle Öffnungen auf. Fall 2) 1 ectocranielle und 1 endocranielle Öffnung. Von den Fällen unter Ziffer 3 hat der erste eine endocranielle Öffnung und noch 3 kleine Löchlein, der zweite zwei kleine endocranielle Löchlein und ein ectocranielles Löchlein, der dritte zwei ectocranielle Löcher, zudem noch 2 ganz kleine Öffnungen, der vierte 6 ectocranielle Öffnungen.

Rizzo (18) hat 335 Schädel, darunter 44 von Kindern untersucht. Unter diesen 335 Schädeln hat er nur 2 typische Fälle von Canalis cranio-pharyngeus gefunden; einen bei einem jungen Individuum, das, nach äusseren Kennzeichen zu schliessen, nicht älter als 15 Jahre war, den anderen bei einem Fetus.

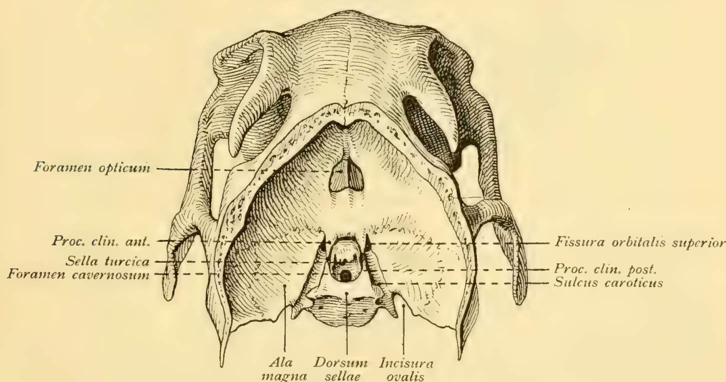
A. Rauber (19) bemerkt: In der Sattelgrube kann die obere Mündung eines wichtigen medianen Kanales gelegen sein, welcher den Keilbeinkörper durchsetzt und an seiner unteren Fläche endigt: der Canalis cranio-phayngeus, der den Hypophysengang enthielt, aber mit ebenfalls vorkommenden Venenkanälen nicht verwechselt werden darf.

Bei 100 Knaben und ebensovielen Mädchen von 1 Tag bis 3 Monaten, deren Schädel untersucht wurden, ging nach Le Double (20) der Canalis cranio-pharyngeus vom Türkensattel aus und endigte im Schlundkopf bei 11 Knaben (bei einem von 3 Tagen, bei einem von 6 Tagen, bei zwei von 11 Tagen, bei einem von 17 Tagen, bei einem von 21 Tagen, bei einem von 25 Tagen, bei einem von 26 Tagen, bei einem von 29 Tagen, bei einem von 40 Tagen, bei einem von 41 Tagen) und bei 7 Mädchen, (bei einem von 2 Tagen, bei einem von 5 Tagen, bei drei von 9 Tagen, bei einem von 20 Tagen und bei einem von 30 Tagen). Aus dieser kleinen Statistik scheint also hervorzugehen — bei einer Statistik, welche sich auf so niedrigen Ziffern stützt, kann man nie genug mit dem Zufall rechnen — dass der Canalis cranio-pharyngeus bei 9 $^0/_0$ aller Neugeborenen besteht, dass er bei Knaben häufiger ist als bei Mädchen, dass er aber nach dem ersten auf die Geburt folgenden Monat ausserordentlich selten wird. Unter 317 Schädeln Erwachsener fand er ihn nur einmal.

Calori erwähnt bei einem kleinen Knaben einen Kanal gleicher Art, der rechts und links von zwei Hohlgängen begleitet war.

Kollmann, J. (21) weist u. a. auf Fälle von Gehirnbruch hin, die durch den Canalis cranio-pharyngeus stattgefunden haben und betrachtet die Tatsachen vom Vorkommen des Canalis cranio-pharyngeus noch in 17 % bei den Anthropoiden, beim Neugeborenen in 10 %, beim erwachsenen Menschen in 0,3 % als ein Zeichen des Atavismus, ähnlich dem Vorkommen des Centrale carpi beim Menschen. Der nämlichen Ansicht ist Le Double im Gegensatz zu Rabaut, der sie bestreitet und nur eine »Action externe différente de l'action normale« annimmt. Allein der Kanal lässt sich vom Menschen durch alle Wirbeltierklassen bis zu den Selachieren zurück verfolgen. Er kommt auch bei jenen Formen vor, die auf der direkten Descendenzlinie liegen, bei den Reptilien und Primaten. Und so ist die

Fig. 1.



Vordere Hälfte der Schädelbasis des Kaninchens von oben.

wichtige Forderung für die Annahme einer ererbten Variation gerade in diesem Falle erfüllt, nämlich die kontinuierliche Reihe der Erscheinungen.

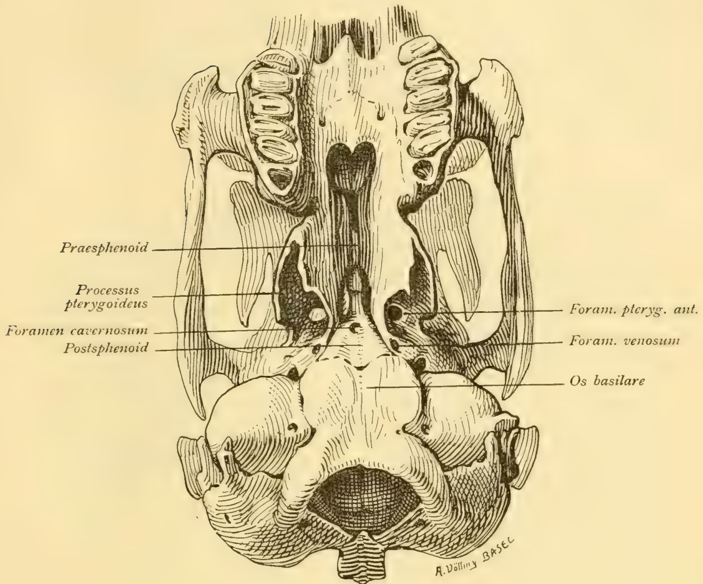
Sokolows (22) Arbeit befasst sich ebenfalls mit dem Inhalt, mit der Entwicklungsgeschichte und mit der Bedeutung

des Kanals in der pathologischen Anatomie. Er untersuchte 434 Schädel des anatomischen Instituts von Basel, darunter zehn von Kindern im Alter von 3—14 Jahren. Unter diesen 434 Schädeln fand er 5 typische Fälle von Canalis cranio-pharyngeus, einen bei einem 13 jährigen Mädchen, einen bei einem sehr alten Manne, den Rest bei erwachsenen Individuen.

Waldeyers (23) Untersuchungsmaterial bestand aus 1000 Schädeln der anatomischen Sammlung von Berlin, welche verschiedenen Rassen angehörten: etwa zur Hälfte Europäer, die andere Hälfte verteilt sich auf Neger, Oceanier u. s. w, Auf eine so grosse Zahl findet sich kein einziger Fall. Unter 30 Schädeln von Feten und Neugeborenen traf er aber den Kanal in richtiger Ausbildung zweimal. Sind schon die Angaben von Luschka und Suchannek für die vorliegenden Untersuchungen von Bedeutung, so ist die folgende Beobachtung von ganz besonderem Werte.

J. Erdheim (24) entdeckte in und unter der Schleimhaut des Rachendachs die Rachendachhypophyse; sie findet sich stets neben einer ganz intakten und in der Sella ruhenden Hypophyse. Diese interessante Angabe kann ich, wie sich später ausführlich dartun lässt, bestätigen. Die Rachendachhypophyse stellt nach Erdheim einen einfachen oder unterbrochenen Strang dar, der in der Medianebene von den oberflächlichen Schichten der Rachenschleimhaut in schräger Richtung nach hinten oben gegen die Schädelbasis zieht. Das vordere Ende des Stranges beginnt dort, wo der Ansatz der Nasenscheidewand am Rachendache sein Ende hat und das hintere Ende des Stranges zieht direkt gegen die Gegend des Keilbeinkörpers. Beim 18 cm langen Fetus hatte die Rachendachhypophyse eine Länge von $1^1/_2$ mm, bei einem Neugeborenen war sie ein recht ansehnlicher und dicker Strang, der in den Schnitten mit freiem Auge schon auf Distanz sichtbar war.

Fig. 2.



Schädelbasis des Kaninchens von unten.

Im Anschluss an diese Mitteilungen aus der Literatur über den Canalis cranio-pharyngeus sollen nun meine eigenen Beobachtungen, die ich über den Inhalt des Kanales an Kaninchen, Katzen und menschlichen Feten angestellt habe, mitgeteilt werden. Es handelt sich nicht bloss darum, den Inhalt dieses Kanals zu bestimmen, sondern auch darüber Aufschluss zu erhalten, ob Gefässe in dem Kanal verlaufen, und ob Verbindungen derselben zwischen den Gefässen der Schädelbasis mit den Gefässen im Innern des Schädels (Sinus cavernosus etc.) vorkommen.

Ich untersuchte zuerst 25 frische Köpfe junger und ausgewachsener Kaninchen. Zur Untersuchung der Blutgefässe

machte ich Injektionen mit japanischer Tusche, härtete dann die Präparate in Müllerscher Flüssigkeit oder in Formol-Alkohol und entkalkte mit 3—4 % iger Salpetersäure. Sodann wurden die Präparate in Celloidin eingebettet, mit dem Mikrotom geschnitten und mit Boraxkarmin oder mit Boraxkarmin und Haematoxylin gefärbt.

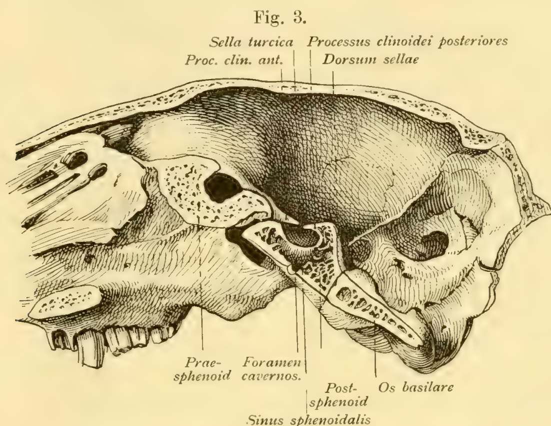
Der hintere Keilbeinkörper des erwachsenen Kaninchens.

Man unterscheidet am hinteren Keilbein: 1) ein unpaares Mittelstück, den Körper, Corpus; 2) zwei paarige Fortsätze, nämlich a) die grossen Keilbeinflügel, Alae magnae und b) die Gaumenflügel, Processus pterygoidei. Der Körper liegt in der Medianlinie der Schädelbasis und hat eine keilförmige Gestalt. Die vordere Hälfte ist frei mit Ausnahme des obersten Teiles, der an die Hinterfläche des vorderen Keilbeinkörpers anstösst. Der Körper zeigt 6 Flächen: Die hintere gelappte, grosse Fläche vereinigt sich durch die Synchondrosis spheno-occipitalis mit der Vorderfläche der Pars basilaris ossis occipitis (Fig. 2, 3 und 4). Die vordere längs-ovale Fläche ist die kleinste von allen Flächen und verbindet sich durch die Synchondrosis intersphenoidalis mit dem Körper des vorderen Keilbeins (Fig. 4 und 5). Die obere Fläche zeigt die tiefe, längsovale Grube der Sella turcica (Fig. 1 und 3), in welcher die Hypophysis cerebri sich lagert; sie hat nach meinen Messungen bei erwachsenen Kaninchen einen Sagittaldurchmesser von 5—6 mm, einen Frontaldurchmesser von 4 mm, einen Vertikaldurchmesser von 3 mm, bei rundlich ovaler Form.

Im mittleren Teil der Sattelgrube fehlt die kompakte Knochenwand. Die hintere, obere Hälfte der Sattelgrube wird durch eine dünne Knochenplatte, welche von dem oberen Ende des Dorsum sellae in horizontaler Richtung nach vorn vorspringt, überbrückt (Fig. 3, 4 und 5). Von den beiden Seitenrändern

dieser Knochenplatte springen ventralwärts spitze Fortsätze vor: Processus clinoidei posteriores (Fig. 1), die nach hinten und aufwärts gerichtete Stacheln tragen. An der Basis der Processus clinoidei posteriores zeigt sich lateral der von hinten nach vorn gerichtete flache Sulcus caroticus (W. Krause).

Fig. 3.



Sagittalschnitt durch den Schädel eines Kaninchens.

Die untere Fläche ähnelt einem gleichschenkligen Dreieck (Fig. 2), dessen Scheitel von der vorderen Fläche abgeschnitten wird, dessen Basis nach hinten sieht und sich rechtwinklig von der hinteren Fläche absetzt. Ihre hintere Hälfte ist konkav, ihre vordere konvex. In ihrer Mitte befindet sich eine entweder rhombische oder eiförmige Öffnung als Eingang in den Canalis cranio-pharyngeus: Foramen cavernosum von W. Krause (Fig. 1, 2 und 3.) Der Kanal führt in das Innere des hintern Keilbeinkörpers. Die beiden Seitenflächen des hinteren Keilbeinkörpers sind durch die an ihrer hinteren Hälfte entspringenden Wurzeln der Alae magnae (Fig. 1) und der Processus pterygoidei eingenommen. Sie gehen schräg aufsteigend von hinten nach vorn

und verschmälern sich in dieser Richtung, indem sie keilförmig konvergieren. In dem hinteren oberen Teile der Seitenfläche befindet sich eine Öffnung, welche in das Innere des hinteren Keilbeinkörpers führt; ich schlage für dieselbe die Bezeichnung Foramen venosum vor (Fig. 2). Der Ursprungsteil der Pars superior der Alae magnae bildet mit dem lateralen Rande der oberen Fläche den tiefen Sulcus caroticus (Fig. 1), welcher mit den der anderen Seite unter spitzem Winkel nach vorn konvergiert, ihn jedoch nicht erreicht, und in die Fissura orbitalis superior mündet. Der Sulcus caroticus setzt sich nach hinten in das Foramen lacerum fort. Die Fissura orbitalis superior wird gebildet durch den vorderen Teil der Seitenflächen des Körpers und den medialen vorderen oberen Rand der Pars superior der Alae magnae (Fig. 1). Sie liegt in einer Frontalebene und repräsentiert das fehlende Foramen rotundum oss. sphenoidei (Krause). Das Foramen lacerum fliesst mit der Incisura ovalis zusammen (Fig. 1), welche im medialen Teil des hinteren Randes der Pars superior der Alae magnae liegt und das fehlende Foramen ovale repräsentiert (Krause).

Grösse des hinteren Keilbeinkörpers des erwachsenen Kaninchens.

Sagittaldurchmesser des hinteren Keilbeinkörpers in der Mitte 13—15 mm;

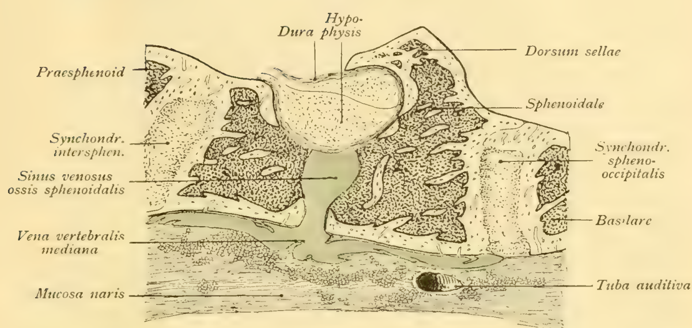
Frontaldurchmesser der hinteren Fläche des hinteren Keilbeinkörpers in der Mitte 9—10 mm;

Vertikaldurchmesser der hinteren Fläche des hinteren Keilbeinkörpers in der Mitte 5—6 mm;

Frontaldurchmesser der vorderen Fläche des hinteren Keilbeinkörpers in der Mitte 2,5 mm;

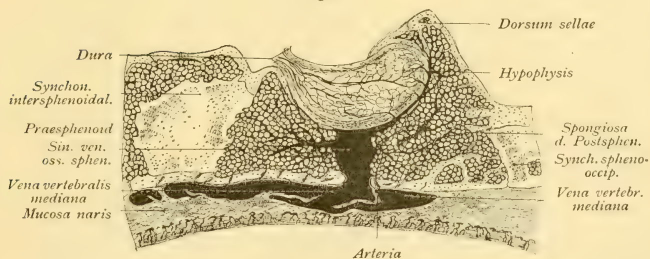
Vertikaldurchmesser der vorderen Fläche des hinteren Keilbeinkörpers in der Mitte 4,5 mm;

Fig. 4.



Sagittalschnitt durch die Mitte der Hypophyse, den hinteren Keilbeinkörper und die Nasenschleimhaut eines erwachsenen Kaninchens.

Fig. 5.



Sagittalschnitt durch die Mitte der Hypophyse, den hinteren Keilbeinkörper und die Schleimhaut des Pharynx eines erwachsenen, injizierten Kaninchens. Kombination aus drei Sagittalschnitten.

Durchmesser des Einganges des Canalis cranio-pharyngeus (Krauses Foramen cavernosum) Länge 0,6—2 mm, Breite 0,5—1,6 mm; Von dem Eingang des Canalis cranio-pharyngeus bis zur unteren Fläche der Hypophysis (in vertikaler Richtung des Canalis cranio-pharyngeus) 2,5—3,5 mm.

Der hintere Keilbeinkörper besteht aus weitmaschigem, spongiösem Knochen (Fig. 3) und hat in der Mitte eine Höhle, Krauses Sinus sphenoidalis (Fig. 3). An der Oberfläche wird die spongiöse Substanz durch eine meist dünne Rinde (Substantia corticalis) abgeschlossen mit Ausnahme des grossen Teils der oberen Wand, welche in die Sattelgrube (Fig. 1 und 3) übergeht. Dieser Sinus sphenoidalis des hinteren Keilbeinkörpers besitzt drei Öffnungen: 1) das Foramen cavernosum, d. i. der Eingang des Canalis cranio-pharyngeus (Fig. 1, 2 und 3), an der unteren Fläche des hinteren Keilbeinkörpers, 2) nach oben eine grössere Öffnung in der Sattelgrube (Fig. 1 und 3). Im Grunde der Sattelgrube fehlt also die Knochenwand zu einem grossen Teil, 3) ein Foramen venosum an jeder Seite (Fig. 2) für die Venen, welche nach der Fossa pterygoidea ziehen.

Im frischen Zustand sind die spongiösen Maschen von Knochenmark ausgefüllt, bis auf einen querovalen Hohlraum in der Mitte, der venöses Blut enthält und für den ich den Namen Sinus venosus ossis sphenoidalis vorschlage (Fig. 4). Der Sagittaldurchmesser dieses Sinus venosus ossis sphenoidalis beträgt in der Mitte 1,5—2 mm, der Frontaldurchmesser 3,5—5 mm, er ist also im Frontaldurchmesser breiter als der Keilbeinkörper und erstreckt sich mit schmalgezogenem Ende in die grossen Keilbeinflügel hinein (Fig. 6).

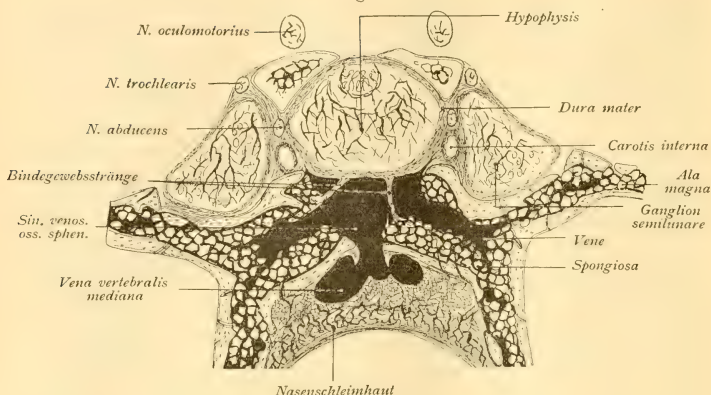
Der vordere Keilbeinkörper besteht auch aus weitmaschiger, spongiöser Substanz; seine Oberfläche wird mit Ausnahme des mittleren, grösseren Teiles der oberen Wand, welche in die Sattelgrube führt, durch eine meist dünne Rinde (Substantia corticalis)

abgeschlossen. Die Maschen der spongiösen Substanz sind von rotem Knochenmark ausgefüllt. Das Bindegewebe als Grundlage des Knochenmarkes steht mit der Dura mater in Zusammenhang. Ausserdem enthält das Knochenmark zahlreiche Blutgefässe. Die obere Wand des Sinus venosus ossis sphenoidalis besteht aus der Dura mater (Fig. 4), welche den Grund des Türkensattels bildet. Von der durch die Dura mater gebildeten oberen Wand gehen einige fibröse Stränge und unvollständige Scheidewände, Septa ab und heften sich mit ihren unteren Enden an das spongiöse Knochengewebe des hinteren Keilbeinkörpers an (Fig. 6). Der Sinus venosus ossis sphenoidalis ist im Innern mit Endothel ausgekleidet und enthält venöses Blut, welches aus dem hinteren Keilbeinkörper, den grossen Flügeln, den Processus pterygoidei, der Hypophysis und den Venen der Dura mater stammt und in die Vena vertebralis mediana mündet (Fig. 5, 6 und 7).

Der Sinus reicht bis dicht unter die Dura hinauf und endigt bei diesem erwachsenen Kaninchen dort breit abgeschlossen (Fig. 5), während er bei dem Neugeborenen sich breit ausdehnt, und die Hypophysis umfasst (Fig. 7). An dem Präparat des erwachsenen Kaninchens zeigte die vollkommene Injektion deutlich die Zuflüsse, venöse Gefässe, aus der Hypophysis (Fig. 5) und den übrigen schon erwähnten Gebieten.

Nach meinen Untersuchungen an neugeborenen und an jüngeren Kaninchen ist, wie schon erwähnt, der Keilbeinkörper ausgefüllt von einer spongiösen Masse (Fig. 6). Der Sinus venosus ossis sphenoidalis ist in Form einer erweiterten Vene vorhanden, welche unterhalb des die untere Wand der Sattelgrube bildenden Teiles der Dura mater liegt (Fig. 7). Dieser Sinus steht durch einen engen Venenkanal in Verbindung mit der Vena vertebralis mediana (Fig. 7). Die spongiöse Masse des Keilbeinkörpers ist von zahlreichen Riesenzellen durchsetzt, welche in der Circumferenz des Sinus venosus ossis sphenoidalis in besonders

Fig. 6.



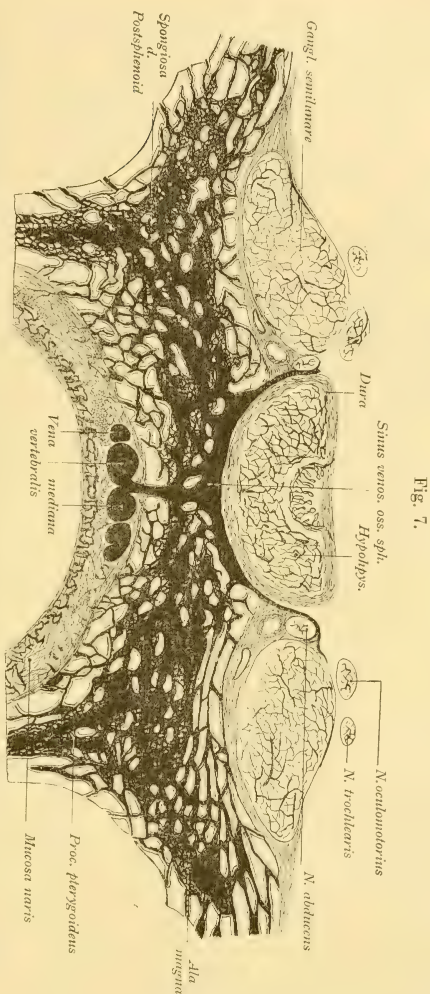
Frontalschnitt durch die Hypophyse, den hinteren Keilbeinkörper, den Proc. pterygoideus und die Nasendachschleimhaut eines erwachsenen, injizierten Kaninchens.

grosser Zahl vorhanden sind. Nach und nach machen sich Resorptionserscheinungen geltend; die spongiöse Masse mit ihren Riesenzellen schwindet mehr und mehr, sodass bei ausgewachsenen Kaninchen der Sinus venosus ossis sphenoidalis die Form eines grossen, im Inneren des Keilbeinkörpers befindlichen Raumes besitzt.

Die Arterien des hinteren Keilbeinkörpers kommen zum Teil aus oberflächlichen Gefässen; die Vasa nutritia der oberen Wand entspringen teils aus diesen oberflächlichen Gefässen, die durch viele grössere und kleinere Öffnungen in die Substantia spongiosa desselben eintreten (perforierende Gefässe), zum Teil werden sie von Zweigen der Arteria carotis interna, welche durch den Grund der Sattelgrube ziehen und in die Substantia spongiosa derselben eintreten, geliefert. (Fig. 5.)

Im Mark bilden sich überall aus den Kapillaren hervorgehende, ungemein zartwandige Venennetze (Fig. 5, 6

Fig. 7.



Frontalschnitt durch die Hypophyse, den hinteren Keilbeinkörper und die Nasenschleimhaut eines neugeborenen, injizierten Kaninchens. **Kombination aus** zwei Frontalschnitten.

und 7), und ein grosser Teil des Blutabflusses erfolgt durch die Venenstämme in den Sinus venosus ossis sphenoidalis hinein (Fig. 5, 6 und 7). Von den in der kleineren, vorderen Abteilung entstehenden Venen senkt sich die Mehrzahl in die venösen Räume, welche auf der lateralen Seite des Keilbeinkörpers liegen. Die in der hinteren lateralen Abteilung entstehende Vene tritt durch das oben beschriebene Foramen venosum an der Fossa pterygoidea mit der Vena maxillaris interna in Verbindung.

Nach Krause ist die Vena vertebralis mediana unpaar, mündet in das untere Ende der V. jugularis externa dextra oder sinistra, läuft in der Medianlinie des Halses zwischen den Mm. longus colli, dann zwischen deren schrägen Ansätzen an das Tuberculum anterius des Atlas und vor demselben aufwärts. Sie kommuniziert mit den Vv. vertebralis dextra und sinistra, sowie dem oberen Ende der V. jugularis interna unterhalb des Foramen lacerum, gelangt dann an die Vorderfläche der Pars basilaris ossis occipitis, sowie des Corpus ossis spenoidei posterioris hinter der Rachenschleimhaut nach vorn, sendet einen Ast durch das Foramen cavernosum ossis sphenoidei posterioris zum Sinus cavernosus und teilt sich in die Vv. septi narium dextra und sinistra (W. Krause, Anatomie des Kaninchens, S. 275, 1884). Der Sinus cavernosus steht mit dem Sinus transversus in Verbindung, umgibt die Sella am hintern Umfang, erstreckt sich unterhalb die Hypophysis cerebi, kommuniziert durch das Foramen cavernosum mit der V. vertebralis mediana und nimmt an seinem vorderen Ende die V. ophthalmica superior auf.

Bezüglich der Vena maxillaris interna seien noch folgende Bemerkungen hier beigefügt, weil diese Vene das Gebiet der Hypophysisgefässe streift.

Die Vena maxillaris interna vereinigt sich mit der V. facialis anterior; sie steigt zwischen Musculus mandibulae und der Maxilla inferior, dann zwischen dem M. pterygoideus internus und dem Ramus maxillae inferioris aufwärts, nimmt die V.

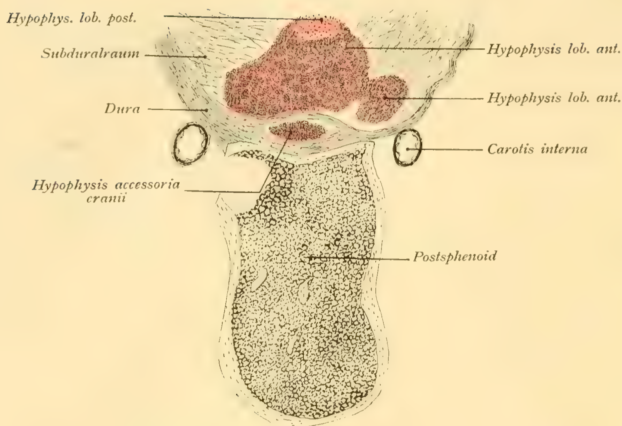
sublingualis, sowie die V. alveolaris inferior aus dem Canalis maxillaris auf, geht durch das Foramen pterygoideum anterius der Wurzel des Processus pterygoideus ossis sphenoidei posterioris mit der A. maxillaris interna und senkt sich dann in die V. ophthalmica inferior ein.

Nach meinen Beobachtungen ergeben sich einige Varietäten in der Anordnung der Venen gegenüber den Angaben W. Krauses. Die Vena vertebralis mediana ist nicht überall unpaar. Sie verläuft an der unteren Fläche des hinteren Keilbeinkörpers, und ist dort in den mittleren zwei Drittel erweitert und durch Scheidewände in zellenartige Räume geteilt (Fig. 5, 6 und 7) kommuniziert überdies mit dem Sinus venosus ossis sphenoidalis und den venösen Räumen, welche auf der lateralen Seite der vorderen Hälfte des Keilbeinkörpers liegen. Nach vorn teilt sie sich in (ihrer spongiösen Abteilung) in zwei Vv. septi narium; ebenso tritt nach hinten eine Zweiteilung der Vene auf.

Bei meinen Injektionen konnte ich den von Krause be schriebenen Sinus cavernosus nicht wiederfinden (siehe Figur 6 und 7). Der Sinus sphenoparietalis konnte bei Kaninchen auch nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Die V. cerebri media ergiesst sich durch die Fissura orbitalis superior in die venösen Räume, welche auf der lateralen Seite der vorderen Hälfte des Keilbeinkörpers liegen. Die Vv. cerebri inferiores münden teils in den Sinus transversus, teils durch die Fissura orbitalis superior in obige venöse Räume und teils durch Vermittelung der Venen des hinteren Keilbeinkörpers in den Sinus venosus ossis sphenoidalis. Die V. ophthalmica superior verbindet sich ebenfalls mit den venösen Gefässen der oben beschriebenen, zellenartigen Räume.

Die Figur 8 zeigt einen Frontaldurchschnitt durch die Hypophyse und hinteren Keilbeinkörper eines erwachsenen Kaninchens mit einer besonderen Eigentümlichkeit. Der vordere

Fig. 8.

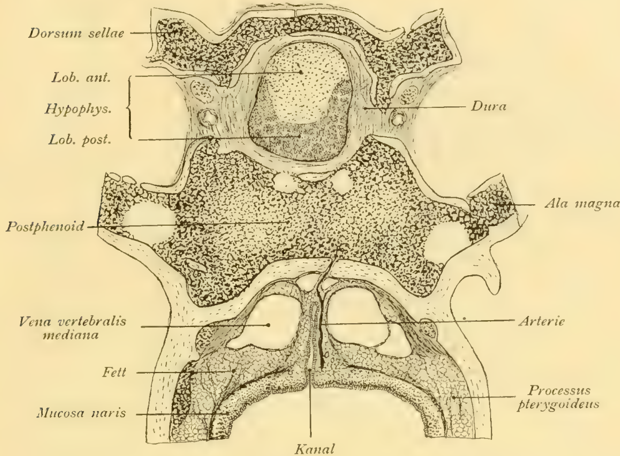


Frontalschnitt durch die Hypophyse und den hinteren Keilbeinkörper eines erwachsenen Kaninchens. Der Schnitt liegt auf der Grenze des vorderen Drittels der Hypophyse.

Lappen der Hypophyse besitzt nämlich einen keilförmigen seitlichen Fortsatz. In der Sattelgrube liegt ferner ein isolierter Körper, welcher eine durch die Dura mater von der Haupthypophyse abgetrennte Nebenhypophyse darstellt; ihre Struktur stimmt mit derjenigen des Vorderlappens der Hypophyse überein. Sie soll als Hypophysis accessoria cranii bezeichnet werden (Fig. 8). Ausserdem habe ich bei einigen Kaninchen einen Kanal gefunden, welcher unterhalb der Mittellinie des hinteren Keilbeinkörpers im Fettgewebe vertikal gelegen ist, wohl ein Überrest des Verbindungsganges der Rathkeschen Tasche (Fig. 9, Kanal). Das obere blinde Ende erstreckt sich bis zu Vena vertebralis mediana; das untere Ende öffnet sich jedoch in die Nasenhöhle. Die innere Wand des Kanals ist mit einschichtigem Cylinderepithel bekleidet. Rechts neben demselben verläuft eine

Arterie (Fig. 9), von der ein Ast durch den grösseren Canalis nutritius (Fig. 9) gerade aufwärts in den hinteren Keilbeinkörper eindringt.

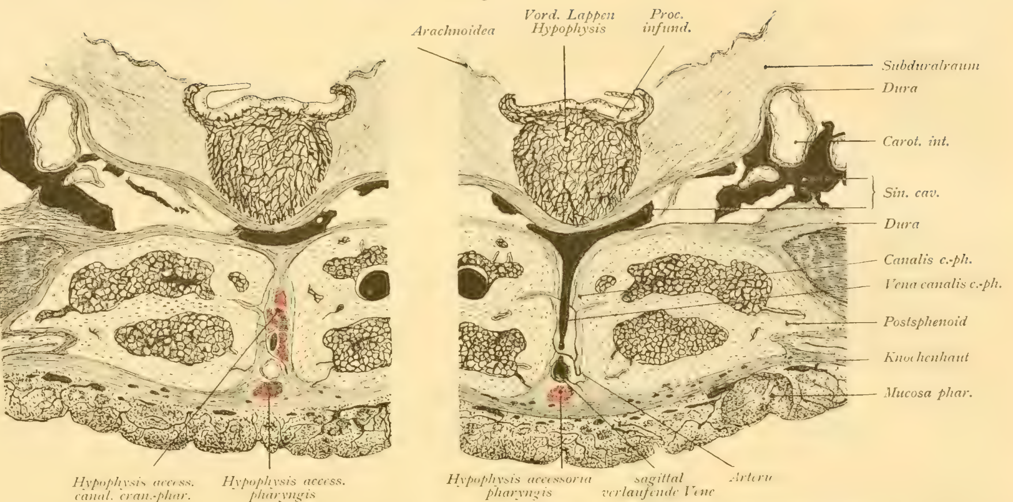
Fig. 9.



Frontalschnitt durch die Hypophyse, den hinteren Keilbeinkörper und die Schleimhaut des Nasendaches eines jungen Kaninchens. Der Schnitt liegt auf der Grenze des hinteren Drittels der Hypophyse.

Bei den drei Katzen, die ich untersucht habe, fand sich jedesmal ein vollkommenen Canalis cranio-pharyngeus. Zwei der Tiere wurden mikroskopisch untersucht. Figur 10 zeigt den Befund am injizierten, Figur 11 denjenigen am nicht injizierten Exemplar. Figur 10 stellt zwei Frontalschnitte durch die Hypophyse, den Keilbeinkörper mit dem Canalis cranio-pharyngeus und die Rachenschleimhaut einer einjährigen Katze dar. Der Keilbeinkörper besteht aus weitmaschigen, spongiösen Knochen. An der Oberfläche wird die spongiöse Substanz durch eine dickere Rinde (Substantia corticalis) abgeschlossen. Der

Fig. 10.



Zwei Frontalschnitte durch die Hypophyse, den Keilbeinkörper mit dem Canalis cranio-pharyngeus und die Rachenschleimhaut einer einjährigen, mit japanischer Tusche injizierten Katze. Der Schnitt liegt auf der Grenze des vorderen Viertels des hinteren Keilbeinkörpers.

Canalis cranio-pharyngeus wird von Knochen gebildet, innen von Bindegewebe durchzogen, welches sich von oben her in die Dura mater, von unten her in die Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers fortsetzt. Im Canalis cranio-pharyngeus findet sich eine Vene, Vena canalis c.-ph., welche nach oben mit dem Sinus cavernosus (Sinus intercavernosus anterior), nach unten mit einer an der Eingangsstelle des Canalis cranio-pharyngeus sagittal verlaufenden Vene kommuniziert. Ferner findet sich eine aufsteigende Arterie, deren Äste teils das Bindegewebe des Canalis cranio-pharyngeus ernähren, teils seitlich abzweigend die Knochensubstanz des umschliessenden Keilbeinkörpers speisen. Ausserdem findet sich dort ein eigentümlicher Körper, dessen Struktur derjenigen des Vorderlappens der Hypophyse gleicht: Hypophysis accessoria canalis cranio-pharyngei.

Von der nämlichen Struktur ist ein anderer Körper: Hypophysis accessoria pharyngis, welcher an der Eingangsstelle des Canalis cranio-pharyngeus, unter der sagittal verlaufenden Vene, ebenfalls sagittal und zwar von hinten oben nach vorn unten in der Knochenhaut eingelagert ist und dessen Querdurchmesser 0,15 bis 0,25 mm beträgt (Fig. 15).

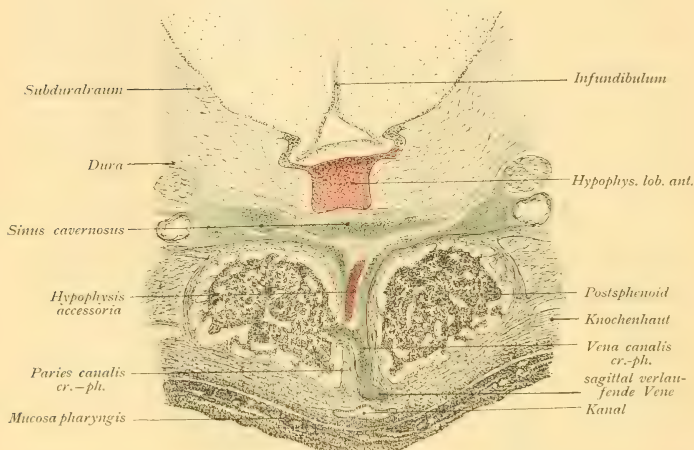
Maſse: Canalis cranio-pharyngeus,

1)	Länge	2,8 mm
2)	Durchmesser des oberen Endes	0,4 mm
3)	„ „ unteren „	0,4 mm
4)	„ der Mitte	0,3 mm

Figur 11 stellt einen Frontaldurchschnitt durch die Hypophyse, den Keilbeinkörper mit dem Canalis cranio-pharyngeus und die Rachenschleimhaut einer ca. $2^1/_2$ Monate alten Katze dar. Der Keilbeinkörper besteht aus spongiöser Knochensubstanz. Im Canalis cranio-pharyngeus liegt ein Venenstamm, welcher nach oben mit dem Sinus cavernosus (Sinus intercavernosus anterior), nach unten mit einer an der Eingangsstelle des Canalis

cranio-pharyngeus sagittal verlaufenden Vene kommuniziert. Ausserdem findet sich in der oberen Hälfte des Canalis cranio-pharyngeus ein cylindrischer Körper von 0,5 mm Länge, dessen Struktur mit derjenigen der Drüsenschläuche im Vorderlappen der Hypophyse übereinstimmt, die Hypophysis accessoria canalis cranio-pharyngei (Fig. 11).

Fig. 11.



Frontabschnitt durch die Hypophyse, den hintern Keilbeinkörper mit den Canalis cranio-pharyngens und die Rachenschleimhaut einer ca. 2½ Mon. alten Katze. Der Schnitt liegt auf der Grenze des vordern Viertels des hintern Keilbeinkörpers.

An der Eingangsstelle des Canalis cranio-pharyngeus, unter der sagittal verlaufenden Vene, befindet sich ebenfalls sagittal in der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers eingelagert, ein blinder Kanal (wohl ein Überrest des Verbindungsganges der Rathkeschen Tasche?), dessen innere Wand mit Cylinderepithel bekleidet ist (Fig. 11, Kanal).

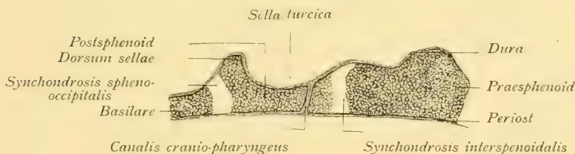
Mafse: Canalis cranio-pharyngeus, Länge . . .	1,2	mm
Durchmesser des oberen Endes	0,5	mm
,, ,, unteren Endes . . .	0,4	mm
,, der Mitte	0,4	mm

Das dritte ca. $2^1/_2$ Monate alte Exemplar wurde in frischem Zustand sagittal-median geschnitten und mikroskopisch geprüft (Fig. 12). Es ergaben sich folgende Mafse:

Hinterer Keilbeinkörper, Länge	6	mm
,, ,, Höhe	1,5	mm
Vorderer ,, Länge	5,8	mm
Synchondrosis intersphenoidalis, Höhe . . .	2	mm
,, spenooccipitalis, ,, . . .	1,5	mm
Canalis cranio-pharyngeus, Entfernung von der Synchondrosis intersphenoidalis	1,5	mm
Canalis cranio-pharyngeus, Höhe	1,5	mm
,, ,, ,, Durchmesser	0,3	mm

Der Canalis cranio-pharyngeus liegt ungefähr auf der Grenze des vorderen Viertels des hinteren Keilbeinkörpers.

Fig. 12.



Sagittalschnitt durch den Keilbeinkörper einer zirka $2^1/_2$ Monate alten Katze.

Bei den vier menschlichen Föten (drei von 6 und einer von 9 Monaten), fand sich in keinem einzigen Falle ein gut ausgeprägter Canalis cranio-pharyngeus wie z. B. bei der Katze (Fig. 11). Aber jedesmal war der hintere Keilbeinkörper fast in der Mitte von zwei Venenstämmen (venae ossis sphenoidei superior et inferior) durchzogen (Fig. 13 und 14). Ausserdem

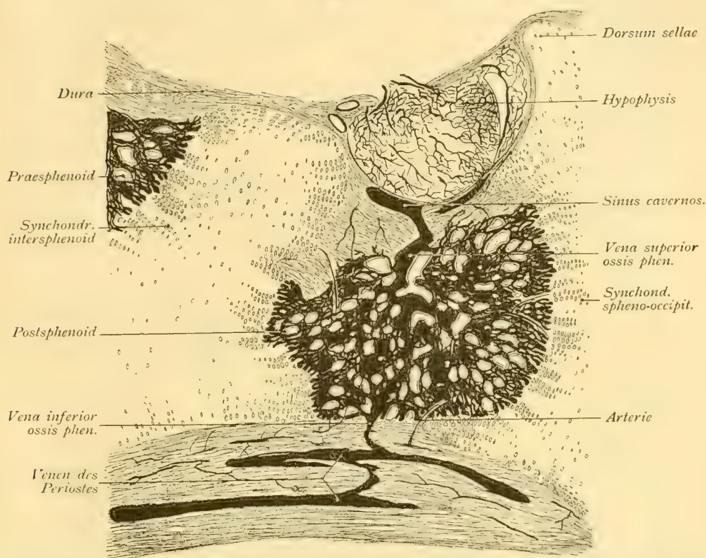
fand sich bei zwei Feten von 9 und 6 Monaten ein eigentümlicher Körper in der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers eingelagert. Figur 13 stellt einen Sagittaldurchschnitt durch die Mitte der Hypophyse, des hinteren Keilbeinkörpers und der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers eines weiblichen, mit japanischer Tusche injizierten Fetus von 6 Monaten dar.

Zwei Venenstämme nehmen die aus dem hinteren Keilbeinkörper stammenden Venenäste auf. Der eine mündet nach oben in den Sinus cavernosus; der andere kommuniziert nach unten mit der Vene der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers, welche nach vorn ins Nasenhöhlendach, nach hinten in die Rachenschleimhaut übergeht. Der hintere Keilbeinkörper weist spongiöse Knochensubstanz auf. Beide Venenstämme sind von Bindegewebe begleitet. Dasselbe setzt sich nach oben hin in die Dura mater, nach abwärts in die Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers fort.

Fig. 14 stellt einen Sagittalschnitt durch die Mitte der Hypophyse des hinteren Keilbeinkörpers und der Rachenschleimhaut eines injizierten, weiblichen Fetus von 9 Monaten dar.

Zwei Venenstämme nehmen die aus dem hinteren Keilbeinkörper stammenden Venenäste auf. Der ganze Verlauf der Venenäste ist in Folge der weniger gut gelungenen Injektion nicht befriedigend aufzuklären, aber so viel ist zu sehen, dass der eine Stamm nach oben in den Sinus cavernosus mündet, der andere mit der Vene der Knochenhaut des Keilbeinkörpers kommuniziert. Dieser zweite Stamm geht nach vorn ins Nasenhöhlendach, nach hinten in die Rachenschleimhaut über. Beide Venenstämme sind von Bindegewebe begleitet. Das Bindegewebe des obern ist eine Fortsetzung der Dura mater, dasjenige des untern ist die der Knochenhaut. Sowohl von oben aus der Dura mater, wie von unten aus der Knochenhaut gehen Arterien zu dem hinteren Keilbeinkörper.

Fig. 13.



Sagittalschnitt durch die Mitte der Hypophyse, des hintern Keilbeinkörpers und der Knochenhaut der untern Fläche des Keilbeinkörpers eines menschlichen, (weiblichen) injizierten Fetus von 6. Monaten.

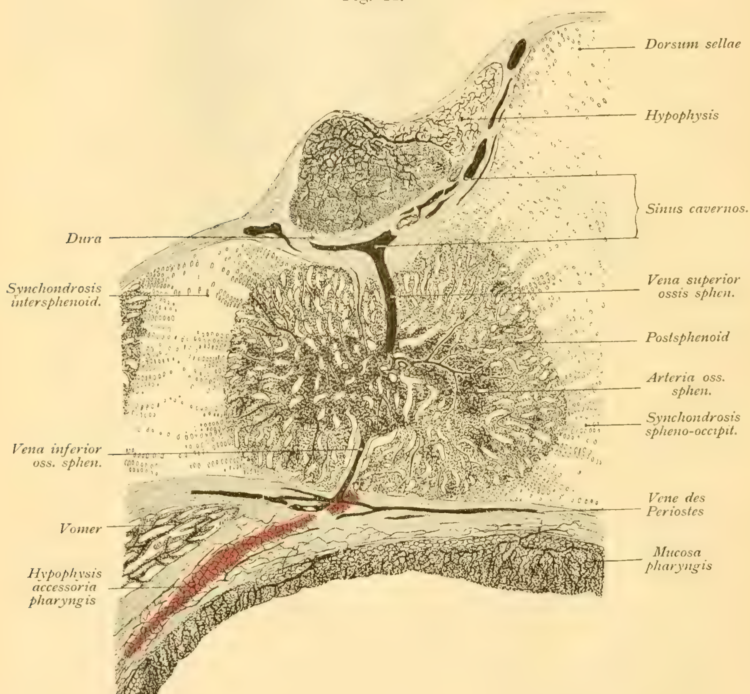
In der Knochenhaut findet sich überdies (Fig. 14) ein cylindrischer Körper (Hypophysis accessoria pharyngis[1]), dessen Struktur mit derjenigen des vorderen Lappens der Hypophyse übereinstimmt. Dieses Gebilde dürfte wohl mit der von Erdheim (24) beobachteten »Rachendach-Hypophyse« identisch sein. Es beginnt in 1,5 mm Distanz von dem hinteren Rand des Gaumenbeins und zieht sich in ganz geringer Entfernung dem hintern untern Rand des Vomers entlang von vorn unten nach hinten oben

[1]) Anmerkung: Der nämliche cylindrische Körper fand sich auch bei einem anderen 6 monatlichen, menschlichen Fetus.

bis zur Einmündungsstelle des untern Venenstammes in die Knochenhaut. Vorderer und hinterer Keilbeinkörper weisen spongiöse Knochensubstanz auf.

Mafse: Hypophyse, sagittal 5 mm, vertikal 3 mm. Vorderer Keilbeinkörper auf der Zeichnung nur zum kleinsten Teil sichtbar), sagittal 6 mm, vertikal 8 mm, hinterer Keilbeinkörper, sagittal (von der vorderen Ossifikationslinie bis zur hintern) 8 mm, vertikal (von der Sattelgrube bis untern Fläche) 6 mm.

Fig. 14.



Sagittalschnitt durch die Mitte der Hypophyse des hinteren Keilbeinkörpers und der Rachenschleimhaut eines reifen, injizierten, weiblichen Fetus von 9 Monaten.

Synchondrosis intersphenoidalis, sagittal 2 mm, vertikal 8 mm.

Synchondrosis spheno-occipitalis, sagittal 4 mm, vertikal 6 mm.

Oberer Venenstamm des hinteren Keilbeinkörpers: Länge 2,5 mm, Durchmesser 0,4 mm. Unterer Venenstamm des hinteren Keilbeinkörpers, Länge 1,5 mm, Durchmesser 0,25 mm. Cylindrischer Körper in der Knochenhaut, Hypophysis accessoria pharyngis, Rachendach-Hypophyse (Fig. 14), Länge 6,5 mm, grösster Durchmesser 0,5 mm, kleinster Durchmesser 0,3 mm.

Zusammenfassende Darstellung unserer Kenntnisse über den Inhalt des Canalis cranio-pharyngeus.

a) Der Inhalt des Canalis cranio-pharyngeus ist noch nicht sehr häufig untersucht worden. Ich fand darüber Angaben bei folgenden Autoren (die Titel der betr. Arbeiten sind im Literaturverzeichnis, Seite 2 ff. unter der angegebenen Nummer aufgeführt):

Der Kanal enthält eine fibröse, mit einer weichen, rötlichen Substanz erfüllte Scheide mit den Qualitäten des vorderen Lappens der Hypophyse; Luschka (10)

Einen Bindegewebestreifen und ein aufsteigendes grösseres Blutgefäss (beim Rindsembryo); Dursy (1)

Einen in der Mehrzahl der Fälle hohlen Bindegewebestrang (beim neugeborenen Kinde); Landzert (11)

Eine Fortsetzung der Dura mater, Venen und Arterien; W. Krause (12)

Eine Knorpelhaut (beim menschlichen Embryo); Froriep (13)

Eine Verlängerung der Dura mater, hauptsächlich venöse Blutgefässe und lockeres Bindegewebe (beim menschlichen Embryo und ähnlich beim Kaninchen und Hasen); Romiti (3)

Eine Verlängerung der Hypophyse, deren Hülle aus Bindegewebe besteht (bei einem 4 jährigen Mädchen); Suchannek (15) Bindegewebe und Vene (beim Kaninchen) Waldeyer (8).

Nach meinen Befunden beim Kaninchen geht der Canalis cranio-pharyngeus in eine grosse Höhle über, bildet also keinen wirklichen Kanal. Diese Höhle hat drei Öffnungen: eine sehr grosse führt oben an den Grund des Türkensattels, die zweite kleine nach unten zum Foramen cavernosum (Eingang des Canalis cranio-pharyngeus), die dritte befindet sich lateral und führt zu dem Foramen venosum an der Fossa pterygoidea. In diesem Hohlraum befindet sich der »Sinus venosus ossis sphenoidalis«. Dieser Sinus ist im Innern mit Endothel ausgekleidet und enthält venöses Blut, welches aus dem hinteren Keilbeinkörper, den grossen Flügeln, einem Teil der Processus pterygoidei, der Hypophysis und den Venen der Dura mater stammt und in die Vena vertebralis mediana mündet.

Die V. vertebralis mediana des Kaninchens ist nicht ganz unpaar. Sie verläuft an der unteren Fläche des hinteren Keilbeinkörpers, und zwar ist sie in den mittleren zwei Dritteln erweitert, durch Scheidewände in zellenartige Räume geteilt und kommuniziert mit dem Sinus venosus ossis sphenoidalis und den venösen Räumen, welche auf der lateralen Seite der vorderen Hälfte des Keilbeinkörpers liegen. Die V. cerebri media ergiesst sich durch die Fissura orbitalis superior in die venösen Räume, welche auf der lateralen Seite der vorderen Hälfte des Keilbeinkörpers liegen. Vv. cerebri inferiores münden teils in den Sinus transversus, teils durch die Fissura orbitalis superior in die erwähnten venösen Räume und teils in den Sinus venosus ossis sphenoidalis.

Vereinzelt findet sich am Vorderlappen der Hypophyse ein knopfförmiger, seitlicher Fortsatz und in der Sattelgrube ein isolierter Körper von ähnlicher Struktur, wie der vordere Lappen der Hypophysis accessoria cranii.

Ebenfalls vereinzelt ist unter dem hinteren Keilbeinkörper ein vertikaler Kanal im Fettgewebe eingelagert.

Bei der erwachsenen Katze hat der Canalis cranio-pharyngeus kompakte Knochenwände. Er enthält: 1) durchlaufendes Bindegewebe, welches von oben her die Dura mater, von unten her die Knochenhaut des Keilbeinkörpers in Verbindung setzt; 2) einen Venenstamm, welcher nach oben mit dem Sinus cavernosus (Sinus intercavernosus anterior), nach unten mit einer Vene, die an der Eingangsstelle des Canalis cranio-pharyngeus sagittal verläuft, kommuniziert; 3) eine aufsteigende Arterie, deren Äste teils das Bindegewebe des Canalis cranio-pharyngeus ernähren, teils seitlich abzweigend die Knochensubstanz des umschliessenden Keilbeinkörpers speisen; 4) einen eigentümlichen Körper, dessen Struktur derjenigen des Vorderlappens der Hypophyse gleich und als »Hypophysis accessoria« bezeichnet wurde; 5) einen Körper, der an der Eingangsstelle des Canalis cranio-pharyngeus, unter der sagittal verlaufenden Vene, ebenfalls sagittal und zwar von hinten oben nach vorn unten in der Knochenhaut eingelagert ist und dessen Struktur derjenigen des Vorderlappens der Hypophyse gleich und als »Hypophysis canalis cranio-pharyngei« bezeichnet wurde.

Bei der etwa $2^1/_2$ Monate alten Katze besitzt der Canalis cranio-pharyngeus teils kompakte, teils spongiöse Knochenwände. Er enthält: 1) durchlaufendes Bindegewebe; 2) Einen Venenstamm, welcher nach oben mit dem Sinus cavernosus (Sinus intercavernosus anterior), nach unten mit einer an der Eingangsstelle des Canalis cranio-pharyngeus sagittal verlaufenden Vene, seitlich mit der Vene des Knochenmarks kommuniziert; 3) Einen cylindrischen Körper von 0,5 mm Länge, welcher in der oberen Hälfte des Canalis cranio-pharyngeus eingelagert ist und dessen Struktur derjenigen der Drüsenschläuche des Vorderlappens der Hypophyse gleicht, also eine Hypophysis canalis cranio-pharyngei; 4) Einen Kanal, der an der Eingangsstelle des Canalis cranio-

pharyngeus, unter der sagittal verlaufenden Vene, ebenfalls sagittal und zwar von hinten oben nach vorn unten in der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers eingelagert ist und dessen innere Wände mit Cylinderepithel bekleidet sind (wohl ein Überrest des Verbindungsganges der Rathkeschen Tasche). 5) Der Canalis cranio-pharyngeus liegt ungefähr auf der Grenze des vorderen Viertels des hinteren Keilbeinkörpers.

Bei menschlichen Embryonen fand ich zwei Venenstämme im hinteren Keilbeinkörper. Der eine geht nach oben in den Sinus cavernosus, der andere kommuniziert nach unten mit der nach vorn ins Nasenhöhlendach, nach hinten in die Rachenschleimhaut übergehenden Vene der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers (Fig. 15). Beide Venenstämme werden von einem Bindegewebe, welches nach oben eine Fortsetzung der Dura mater, nach unten eine Fortsetzung der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers bildet, begleitet. Die Arterien kommen zum Teil aus der Dura mater, zum Teil aus der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers und treten in den hinteren Keilbeinkörper ein. Der Keilbeinkörper weist spongiöse Knochensubstanz auf. Bei zwei Embryonen von 6 und 9 Monaten fand ich einen cylindrischen Körper in der Knochenhaut der unteren Fläche des Keilbeinkörpers eingelagert, dessen Struktur mit derjenigen des vorderen Lappens der Hypophyse übereinstimmte und also mit dem Ausdruck Hypophysis accessoria pharyngis bezeichnet werden darf.

Vermutungsweise füge ich folgendes hinzu:

Der Sinus venosus ossis sphenoidalis, die zellenartigen Räume der V. vertebralis mediana und die venösen Räume, welche auf der lateralen Seite der vorderen Hälfte des Keilbeinkörpers liegen, können wahrscheinlich als Homologen des bei Kaninchen vorhandenen Sulcus caroticus angesehen werden.

Der Venenstamm, welcher bei Katzen im Canalis craniopharyngeus liegt, ist möglicherweise eine Vena emissaria sphenoidalis.

Die von Landzert in der Mehrzahl der Fälle beim neugeborenen Kinde konstatierte kanalartige Höhlung im Canalis cranio-pharyngeus, in welche er eine Borste hineinführen konnte, war vielleicht der von mir gesehene Venenstamm.

Die Körper von hypophysenähnlicher Struktur, die von mir und von anderen Beobachtern bei Kaninchen, bei der Katze und beim menschlichen Embryo gefunden wurden, halte ich für Nebenhypophysen. Ich schlage deshalb für sie den Namen Nebenhypophysen (Hypophyses accessoriae) vor und unterscheide je nach der Lage: Hypophysis accessoria cranii, Hypophysis accessoria canalis cranio-pharyngei und Hypophysis accessoria pharyngis. Nach dieser letzteren Form der Nebenhypophyse habe ich beim erwachsenen Menschen noch nicht gesucht und kann daher nicht entscheiden, ob sie bleibend oder nur dem Kinde eigen ist.

Der zuweilen vorkommende, unterhalb des hinteren Keilbeinkörpers beim Kaninchen im Fettgewebe, bei der Katze in der Knochenhaut eingelagerte Kanal dürfte den Überrest des Verbindungsganges (Hypophysenganges) der Rathkeschen Tasche darstellen.

Zum Schluss will ich nicht unterlassen, Herrn Professor Dr. Jul. Kollmann für die Freundlichkeit und Geduld, mit der er mich, den sprachungewohnten Fremdling, bei diesen Beobachtungen unterstützt hat, sowie für die Liberalität, mit der er mir Arbeitsraum, Werkzeug und Material zur unbehinderten Verfügung gestellt hat, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Auch Herr Prof. Dr. Corning hat auf meine Arbeiten stets ein wachsames Auge gehabt und mich mit Material versehen, wofür ich ihm zu grossen Dank verpflichtet bin.

Literatur-Verzeichnis.

a) Bei Säugetieren.

1. Dursy, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen, 1869.
2. W. K. Parker und G. F. Bettany, Die Morphologie des Schädels. Stuttgart, 1979.
3. Romiti, Sopra il Canale cranio-faringeo nell' uomo e sopra la tasca ipofisaria o tasca di Rathke. Atti della società Toscana di scienze naturali residente in Pisa. Memorie 1886, Vol. VII.
4. Maggi, Intorno al Canale cranio-faringeo in alcuni rosicanti. Reale Istituto Lombardo Rendiconti. Ser. II, Vol. XXIII, 1890.
5. Maggi, Il Canale cranio-faringeo negli antropoidi. Rendic. Reale Istit, Lombar. Ser. II, Vol. XXIV. 1891.
6. Maggi, Intorno al foro pituitario Ectocranico nei Mammiferi. Reale Instituto Lombardo di scienze e Lettere. Ser. II, Vol. XXVI, 1893.
7. Le Double, Le canal cranio-pharyngien, hypophysaire ou pituitaire de l'homme. Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris. Ser. V, T. IV, 1903.
8. Waldeyer, Bemerkungen über Gruben, Kanäle und einige andere Besonderheiten am Körper des Grundbeins (os basilare). Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. 1904.

b) Beim Menschen.

9. Rathke, Nachträgliche Bemerkungen zu dem Aufsatze über die Entstehung der Glandula pituitaria. Arch. f. Anat. Physiol. und wissenschaftliche Medizin von J. Müller, 1839.
10. Luschka, Der Hirnanhang und die Steissdrüse des Menschen. 1860.
11. Landzert, Über den Canalis cranio-pharyngeus am Schädel des Neugeborenen. Zentralblatt für die medizinischen Wissenschaften. 1869.
12. W. Krause, Anatomische Varietäten. In Henles Handbuch der Anatomie. 1868.

13. Froriep, Kopfteil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. Beiträge zur Anatomie und Embryologie als Festgabe für J. Henle. 1882.

14. Romiti, Sopra la tasca ipofisaria o tasca di Rathke. Atti della società toscana di scienze naturali residente in Pisa. Memorie. Vol. VII, 1886.

15. Suchannek, Ein Fall von Persistenz des Hypophysenganges. Anatomischer Anzeiger, 1887.

16. Rossi, Il canale cranio-faringeo e la fossetta faringea. Monitore Zoologico Italiano. Vol. II, 1891.

17. Maggi, Il Canale cranio-pharingeo negli ittiosauri omologo a quello dell' uomo ed altri mammiferi. Real. Ist. Lomb. Rendiconti. Serie II. Vol. XXXI, 1898.

18. Rizzo, Canale cranio-faringeo, fossetta faringea, interparietali, e preinterparietali nel cranio umano. Monitore Zoologico Italiano, Nr. 8, 1901.

19. Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1902.

20. Kollmann, J., Der Canalis cranio-pharyngeus. Verhandlungen des Anatomen-Kongresses in Jena 1904, im Anat. Anzeiger des nämlichen Jahres abgedruckt. Bd. XXV.

21. Sokolow, Der Canalis cranio-pharyngeus. Arch. für Anat. und Physiol. Anatomische Abteilung 1904.

22. J. Erdheim, Über Hypophysenganggeschwülste und Hirncholesteatome. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Abt. 3, Bd. 113. 1904.

ZUR

HISTOLOGIE, HISTOGENESE UND PHYLOGENETISCHEN BEDEUTUNG DER EPIGLOTTIS.

VON

J. SCHAFFER,
WIEN.

Mit 14 Figuren auf den Tafeln 35/37.

Im Verlaufe meiner Untersuchungen über das Knorpelgewebe und verwandte Formen der Stützsubstanz musste ich mich auch mit dem Knorpel des Kehldeckels eingehender beschäftigen. Dabei bin ich nicht nur in Bezug auf den geweblichen Aufbau des Organes zu einigen bemerkenswerten Ergebnissen gelangt, sondern das Studium seiner Histogenese hat auch wertvolle Einblicke in die Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen aus blasigen Zellelementen aufgebauten Stützsubstanzen ergeben und schliesslich zu einer Auffassung der phylogenetischen Stellung der Epiglottis geführt, welche mit einer heute noch vielfach aufrecht erhaltenen nicht im Einklange steht.

Es scheint mir daher zweckmässig, diese Beobachtungen für sich und etwas ausführlicher wiederzugeben, als dies im Rahmen einer nur dem Knorpelgewebe gewidmeten Arbeit thunlich wäre; doch liegt es mir ferne, die ganze Epiglottisfrage, die mit der in engster Beziehung stehenden Frage nach der Abstammung und Histogenese der Ohrknorpel einer eingehenden vergleichend-histologischen Untersuchung bedürfte, aufrollen zu wollen.

Bekanntlich hat Gegenbaur[1]) in einer ideenreichen Studie die Epiglottis der Säugetiere als eine paarige Bildung vom Knorpel des vierten Kiemenbogens abgeleitet. Er suchte

[1]) Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie. Leipzig. W. Engelmann. 1892.

diese Annahme, „für welche der direkte Beweis mit dem gegenwärtig bekannten Material nicht zu erbringen ist", hauptsächlich durch die der Epiglottis bereits bei den Monotremen zukommende Stützfunktion, die Bedeutung einer primitiven Paarigkeit ihres Knorpels, endlich dessen in frühen Zuständen (d. h. bei den Monotremen) mit anderen Skeletknorpeln übereinstimmende gewebliche Beschaffenheit zu begründen (l. c. S. 50). Diese Darstellung ist unverändert in Gegenbaurs klassische „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere" (II 1901 S .290) übergegangen.

Die Hauptstützen dieser Theorie liegen offenbar in den Behauptungen, dass die Epiglottis bei Monotremen einen hyalinen Knorpel und eine paarige Anlage besitze.

Beide Behauptungen wurden von Symington[1]) als irrtümlich zurückgewiesen. Dieser fand reichliche elastische Fasern bei Ornithorhynchus und Echidna und weist daher dem Epiglottisknorpel eine besondere Stellung gegenüber anderen hyalinknorpeligen Stücken zu.

Schon vorher hatte Dubois[2]) das Epiglottisskelet als eine Verknorpelung des submucösen Gewebes der glosso-laryngealen Querfalte bezeichnet.

Den Mangel einer paarigen Anlage hatte auch Kallius[3]) für den Menschen betont; dasselbe war übrigens bereits von Gegenbaur selbst für Perameles angegeben worden.

Die elastische Beschaffenheit des Epiglottisknorpels bei Monotremen wurde später von Göppert[4]) und Oppel[5]) be-

[1]) The cartilages of the Monotreme Larynx. — Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 34. 1900. p. 90—101.

[2]) Anat. Anz. Bd. 1. 1886. S. 186.

[3]) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes. Anat. Hefte, Bd. 9, 1897. S. 346.

[4]) Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. Jenaische Denkschr. VI. I. T. 1901. p. 533.

[5]) Über den feineren Bau des Atmungsapparates der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. Jenaische Denkschr. VII. 1905.

stätigt. Ersterer hat auch den Mangel an Paarigkeit dieses Knorpels bei Ornithorhynchus nachgewiesen; trotzdem führt Göppert eine Reihe von Erwägungen ins Feld, welche noch mmer geeignet sein sollen, „der Gegenbaurschen Ableitung des Epiglottisknorpels vom 4. Kiemenbogen das höchste Mass von Wahrscheinlichkeit zuzusprechen. Sie ist die einzige Auffassung, mit der sich alle Besonderheiten des Epiglottisknorpels in Einklang bringen lassen."

An anderer Stelle erklärt Göppert[1]) es für sehr wohl möglich, dass der Epiglottisknorpel von einem Kiemenbogenpaar abstamme.

Ganz unabhängig von der Schule Gegenbaurs hat Hammar[2]) die Anlage der Epiglottis vom Mittelstück des dritten Bogenpaares abgeleitet.

Zur Stütze der Theorie Gegenbaurs blieben scheinbar noch immer einige Thatsachen aufrecht. So sollte nach Göppert[3]) bei Hapale und Stenops der Epiglottisknorpel ausschliesslich hyaliner sein, mit gänzlichem Mangel elastischer Fasern. Später hat aber Göppert[4]) selbst den Knorpel bei Hapale als elastischen erklärt, während Gegenbaur[5]) schon früher für Stenops dasselbe gethan hatte. Gegenbaur selbst fand den Knorpel bei der Ratte ohne Fasernetze; „das Knorpelgewebe unterschied sich nur durch etwas geringere Intercellularsubstanz von dem anderer Knorpel des Larynx."

Auf die eigentümlichen Verhältnisse, welche das Epiglottisskelet bei der Ratte darbietet, werde ich besonders eingehen;

---

[1]) Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig. 6.—8. Lfg. 1902. S. 96.

[2]) Anat. Anz. Bd. 19. 1901. S. 573.

[3]) Über die Herkunft des Wrisbergschen Knorpels. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugetierkehlkopfes. Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894. S. 68.

[4]) Jenaische Denkschr. VI. l. c. S. 582.

[5]) Die Epiglottis. l. c. S. 37.

einstweilen erlaube ich mir, sie von der Betrachtung auszuschliessen.

Auch den Epiglottisknorpel von Rhinolophus hipposideros hat Gegenbaur als hyalin, gleichzeitig aber auch als ein rückgebildetes Organ bezeichnet, so dass der Beschaffenheit dieses Knorpels keine allzu grosse Bedeutung zuzumessen wäre. Trotzdem sieht Grosser[1]) im hyalinen Verhalten desselben eine Stütze der Auffassung Gegenbaurs; nach erneuter Untersuchung des Knorpels mittelst moderner Färbungen zum Nachweise elastischer Fasern betont er den Mangel solcher und schliesst daraus: „Selbst wenn also die Epiglottis der Monotremen elastischer Knorpel ist, so fällt doch mit dem Nachweise auch nur einer hyalinen Säugerepiglottis Symingtons Einwand gegen Gegenbaurs Theorie".

Göppert[2]) legt begreiflicherweise dieser Auffassung Grossers grosse Bedeutung bei, indem er in der hyalinen Beschaffenheit des Epiglottisknorpels bei den Rhinolophiden einen schlagenden Beweis dafür sieht, „dass das Bestehen oder Fehlen elastischer Fibrillen für die Vergleichung von Skeletteilen miteinander von sekundärer Bedeutung ist".

Es scheint mir daher nicht überflüssig, einige Bemerkungen über diese Knorpel anzufügen.

Grosser bezeichnet ihn als hyalinen Fettknorpel, dann als Fettknorpel schlechtweg. Es fragt sich nun, ob es sich dabei um einen gewöhnlichen Hyalinknorpel handelt, der durch reichliche Fettspeicherung seiner Zellen den Eindruck eines Fettknorpels macht, oder ob wir es mit jenem Fettknorpel zu thun haben, der einen eigenen Typus darzustellen scheint.

[1]) Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morph. Jahrb. Bd. 29. 1900. S. 47 ff. — Die gegenseitigen Beziehungen zwischen Pharynx und Larynx bei den Säugern. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 14. 1900. S. 512.

[2]) Jenaische Denkschr. Bd. VI. l. c. S. 584, Anm. 1.

Diese letztere Art von Knorpelgewebe findet sich dort, wo ein gewisser Grad von Elastizität ohne Hilfe elastischer Elemente im engeren histologisch-chemischen Sinne, rein nur durch die eigentümliche Bauart des Gewebes gewährleistet werden kann. Das klassische Beispiel ist der Ohrknorpel der Maus, vielleicht auch der anderer kleiner Nager und Fledermäuse. Er ist im wesentlichen dadurch charakterisiert, dass seine spärliche Grundsubstanz, die vorwiegend ein einheitliches Fachwerk darstellt, im Innern der Knorpelplatte nirgends verstärkende Zwickelbildungen zeigt, wie sie für den echten Hyalinknorpel charakteristisch sind[1]). Weiter aber noch dadurch, dass er sofort nach der Seite des elastischen Knorpels (im engeren Sinne des Wortes) abändert, wenn neben einer gewissen Strebefestigkeit eine erhöhte Elastizität nötig ist. So zeigt z. B. der Ohrknorpel von Vespertilio murinus, welcher auf den ersten Anblick sehr dem der Maus gleicht, bereits elastischen Charakter; ebenso der vom Meerschweinchen und Kaninchen, dessen Randpartien dem Fettknorpel gleichen, aber allmählich in typischen elastischen Knorpel übergehen.

Dieser Fettknorpel, für den uns eine eigene Bezeichnung fehlt, kann nach dem Gesagten wohl nicht ohne weiteres dem typischen, phylogenetisch altvererbten Hyalinknorpel gleichgesetzt werden.

In die Reihe dieses Fettknorpels gehört nun auch der Epiglottisknorpel der Rhinolophiden, der bei R. ferrum equinum wenigstens deutlich elastischer Natur ist (Fig. 7).

Es ist also bisher noch nicht ein Fall eines selbständigen und zweifellos hyalinen Epiglottisknorpels nachgewiesen.

---

[1]) Anmerkung. Leydig, der den Ohrknorpel der Maus nach Quekett als erster beschrieben hat (Müllers Arch. 1854) unterscheidet ihn bereits ausdrücklich vom „echten Hyalinknorpel.“ Allerdings verfiel er dabei auch in den Irrtum, fetthaltige Hyalinknorpel, wie die Rippenknorpel oder den Schwertfortsatz der Maus, die Kehlkopfknorpel der Ratte (Lehrb. d. Histol. S. 34) in eine Reihe mit dem Ohrknorpel zu stellen.

Diese Thatsache scheint mir für die phylogenetische Auffassung des Epiglottisskeletes doch zu schwerwiegend, als dass man sie einfach dadurch aus dem Wege räumen könnte, dass man sagt, der elastische Charakter des Knorpels sei nebensächlich, wo früher der hyaline Hauptsache gewesen ist; und weiter, dass sich der elastische ja aus einem hyalinen entwickelt haben könne, ohne dass der Beweis auch nur versucht wird, dass eine solche sekundäre Umwandlung an einem Abkömmling der Kiemenknorpel überhaupt vorkommt.

Man wird jeder Angabe vom Vorkommen eines hyalinen Epiglottisknorpels mit grösster Vorsicht begegnen müssen. Der hyaline Knopel besitzt eine ganze Reihe von Surrogaten, die oft nur schwer von ihm zu unterscheiden sind. Sollte jedoch ein solcher Nachweis einwandfrei gelingen — man hat ja zum Vergleich stets den zweifellos branchiogenen Thyreoidknorpel in nächster Nähe —, dann wird man ihnen mit Recht jene grosse Bedeutung für die phylogenetische Abstammung des Epiglottisknorpels beimessen können, die Gegenbaur zum Fundament seiner Theorie gemacht hat. Dazu genügt es aber nicht, das Fehlen elastischer Fasern im Knorpel nachzuweisen, sondern es müsste seine gewebliche und färberische Übereinstimmung mit branchiogenem Knorpel überhaupt vorhanden sein; denn es giebt auch Knorpelformen, die nicht elastischer Natur (s. str.) sind und doch nicht den Wert branchiogener Knorpel besitzen. Ebenso wichtig scheint es mir aber, wie sich der Knorpel im allgemeinen in der Tierreihe verhält.

Als Zeichen phylogenetisch alt vererbter, echter Hyalinknorpel, wie es die der Kiemenbogen sind, muss man neben ihrem Bau und Chemismus im allgemeinen auch ihr frühes Auftreten in der Ontogenese und die grosse prinzipielle Übereinstimmung, ja Einförmigkeit ihres histologischen Verhaltens betrachten; Substitutionen solcher Knorpel durch niedriger stehende Stützsubstanzen, durch Knorpelsurrogate kommen

Fig. 4.



Fig. 1.

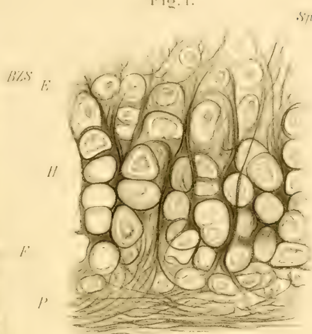


Fig. 3.

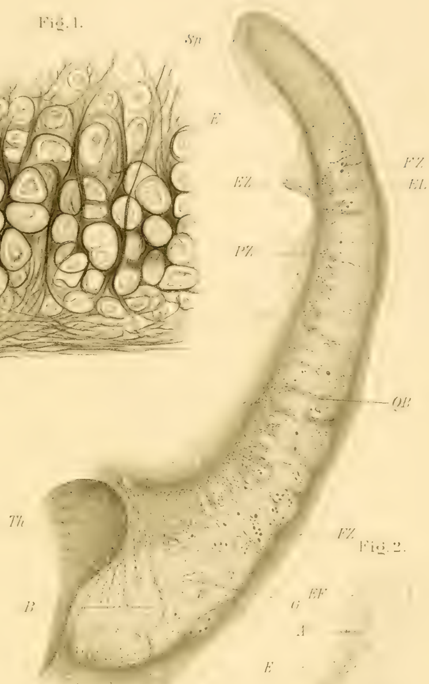
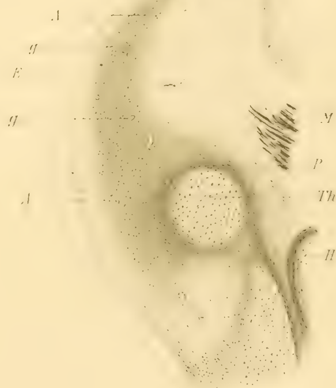


Fig. 2.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

meines Wissens nicht oder vielleicht nur ganz ausnahmsweise vor.

Was den ersten Punkt anlangt, so weise ich darauf hin, dass Nicolas[1]) gezeigt hat, dass beim 22 mm langen menschlischen Embryo der Schild-, Ring- und Aryknorpel geweblich bereits wohl entwickelt und als Knorpel charakterisiert sind, während erst beim 8 cm langen Embryo eine Zellanhäufung mit darin verstreuten Drüsenanlagen die Anlage der Epiglottis bezeichnet. „Chondrin", d. h. eigentliche Knorpelgrundsubstanz, vermisst er auch beim 4 monatigen Embryo. Erst beim 6 1/2-monatigen fand er die Epiglottis knorpelig.

Kallius[2]) hebt es ausdrücklich hervor, dass sich der Knorpel der Epiglottis von allen anderen grossen Kehlkopfknorpeln dadurch unterscheidet, dass seine deutlich knorpelige Struktur erst sehr spät auftritt. „Die Entstehung von Knorpelgrundsubstanz ist erst zu konstatieren, wenn die Drüsen vollständig ausgebildet sind, also ungefähr von der 20. Woche ab", während die Anlage des hyalinen Knorpels schon bei sechswochigen Embryonen nachgewiesen werden konnte.

Allerdings hat Göppert wiederholt betont, dass die Anlage des Epiglottisskeletes nur etwas hinter den meisten übrigen Bestandteilen des laryngo-tracheal-Skeletes zurückbleibe, „wenn sein Auftreten selbst auch nur wenig später erfolgt, als das der anderen Stücke" [3]).

Auch Göppert beruft sich auf Kallius, indem er auf dessen Bemerkung hinweist, dass der Epiglottisknorpel als zellige Anlage schon in den jüngsten untersuchten Stadien zu sehen, aber wenig deutlich abzugrenzen ist.

---

1) Recherches sur le développement de quelques éléments du larynx humain. Bibl. Anat. T. II. 1894. p. 176—191.

2) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes. Anat. Hefte Bd. 9. 1897. S. 346.

3) O. Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre l. c. S. 90.

Meiner Meinung nach ist in diesem Falle der Knorpel das Entscheidende und nicht eine zellige Anlage, von der im einzelnen Falle erst nachzuweisen ist, ob in der That Knorpel aus ihr hervorgeht.

Göppert hat selbst darauf hingewiesen, dass beim Hund aus einer ganz einheitlich aussehenden Anlage des Epiglottisskeletes „sich scheinbar ganz verschieden verhaltende Gewebsarten" entwickeln, nämlich elastischer Knorpel, Fettzellen und „elastisches Bindegewebe" [1]).

Mir genügt es hier, die Thatsache zu betonen, dass der Epiglottisknorpel erst viel später, als alle phylogenetisch alt vererbten Hyalinknorpel seiner Nachbarschaft auftritt.

Wie im folgenden gezeigt werden soll, ist das Verhältnis bei gewissen Tieren noch viel ungünstiger als beim Menschen, indem Knorpelgewebe in der Epiglottis erst geraume Zeit nach der Geburt erkennbar wird oder (vielleicht bei Prosimiern?) auch gar nicht zur Entwickelung gelangt. Hier sei auch an die Angabe von Stannius[2]) erinnert, dass bei den Sirenen (beim Dugong nach Owen, nach eigenen Untersuchungen beim Manatus) die Cartilago epiglottica fehlen soll, indem sie nur aus fibrösem Gewebe besteht.

Das führt mich zum zweiten oben angegebenen Punkt, der den wesentlichen Gegenstand dieser Mitteilung bilden soll, zur Substitution des Epiglottisknorpels durch andersartige Stützgewebe.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass in der Epiglottis vieler Tiere der Knorpel in geringerer oder grösserer Ausdehnung von einem grossmaschigen Gewebe, das auch als „blasiges" bezeichnet worden ist, ersetzt wird.

[1]) Jenaische Denkschr. VI. 1901. l. c. S. 585.

[2]) Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1848. S. 449.

Dieses Gewebe sowohl, als auch diese eigentümliche Substitution haben sehr verschiedene Beurteilung von seiten der Untersucher erfahren.

Schon bei Rheiner[1]) findet man die Angabe, dass der grösste Teil der centralen Schicht des Epiglottisknorpels beim Hund von einem rundmaschigen, fast blasig aussehenden Netzwerke eingenommen wird, mit schmalen Scheidewänden und grossen Zwischenräumen, die jeder von einer grossen Fettzelle ausgefüllt werden. Nur der äussere Rand, der die Grenze gegen die peripherische Schicht bildet, zeigt gewöhnliches, fettarmes, netzförmig verfilztes Fasergewebe. Ranvier[2]) hat dieses Gewebe bereits als typisches Fettzellgewebe erkannt, welches in der Epiglottis des Hundes Inseln von elastischem Knorpel von einander scheidet.

Nach Dekhuyzen[3]) ist beim erwachsenen Hunde die Knorpelplatte der Epiglottis nur im Umriss vorhanden. Die mittleren und ein guter Teil der Randpartien sind in ein eigenartiges Gewebe übergegangen, das Dekhuyzen als Knorpelmark bezeichnet. Es ist ein Fettgewebe, aber arm an Blutgefässen und enthält unregelmässige fibröse Züge und hier und da Überreste von Netzknorpel.

Dekhuyzen betrachtet das Auftreten dieses Gewebes nur als eine kataplastische Umwandlung, einen Rückbildungsprozess des Knorpelgewebes, der beim Hund schon bei der Geburt beginne, indem man schon da einzelne Knorpelzellen zu Fettzellen geworden findet.

Göppert[4]) hat ebenfalls den Epiglottisknorpel beim Hund-

[1]) Beiträge zur Histologie des Kehlkopfs. Diss. Würzburg. 1852. S. 35.

[2]) Traité techniqne d'Histologie. Paris. 1875. p. 412.

[3]) Over het netkraakbeen. Handelingen of het 2. Nederl. Natuur- en Geneeskundig Congres. Biolog. Sectie. 26. und 27. April 1889.

[4]) Über die Herkunft des Wrisbergschen Knorpels. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugetierkehlkopfes. Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894. S. 68.

dann auch bei Myrmecophaga und Lemur teilweise durch Fettzellen ersetzt gefunden.

Eingehend hat sich Zuckerkandl[1]) mit dem Gewebe im Kehldeckel von Chiromys und Lemur beschäftigt und es als Fettknorpel bezeichnet. Der Autor spricht auch eine ganz bestimmte Vorstellung über die Entstehung dieses Knorpels aus. Diese Vorstellung erscheint von doppeltem Interesse einmal für die Frage von der Verwandtschaft des Fettgewebes mit typischem blasigem Stützgewebe, auf die ich an anderer Stelle zurückkomme; und dann für die Frage nach der Bedeutung des Epiglottisknorpels, weshalb ich hier näher auf sie eingehe.

Nach Zuckerkandl unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass der „Fettknorpel" bei Chiromys und Lemur aus einer Metamorphose des ursprünglich hyalinen Kehldeckelknorpels hervorgegangen ist. Wie man aus der Untersuchung der Knorpelbalken bei Lemur varius mit Bestimmtheit entnehmen könne, enthalten die scheinbar leeren Lücken des Fasergerüstes modifiziertes Knorpelgewebe, dessen Zellen durch reichliche Aufnahme von Fett eine wesentliche Umwandlung erfahren haben.

„Man findet in den Knorpelbalken typische Knorpelzellen, ferner grössere, runde, scharf conturierte, helle, durchsichtige Körper mit deutlichen Kernen, dann grosse runde Blasen der gleichen Qualität mit platten, wandständigen Kernen, welche sich, wenn sie am Rande des Knorpelbalkens liegen, dem grosslückigem Maschenwerke unmittelbar anschliessen. Aus diesen und ähnlichen Bildern darf wohl geschlossen werden, dass die Knorpelzellen durch Aufnahme von Fett sich vergrössern und schliesslich die Eigenschaften von typischen Knorpelzellen einbüssen."

Zuckerkandl zieht auch das von Leydig[2]) beschriebene

[1]) Zur Anatomie von Chiromys Madagascarensis. Denkschr. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 58. 1899. S. 145 u. f.

[2]) Lehrbuch der Histologie. S. 34.

Verhalten der Kehlkopfknorpel von der Ratte zum Vergleiche heran, „deren Zellen fast durch keine Zwischensubstanz geschieden und prall mit Fett erfüllt sind“; er hält somit den Epiglottisknorpel bei Lemur und Chiromys für denselben Fettknorpel, wie ihn Grosser auch in der Epiglottis der Rhinolophiden angenommen hat und wie er besonders durch Leydig an manchen anderen Stellen bekannt geworden ist (s. o.).

Schon die histologische Vergleichung eines solchen „Fettknorpels“ mit dem Gewebe der Epiglottis eines Hundes oder besser einer Katze zeigt aber, dass es sich um zwei vollständig verschiedene Gewebe handelt. Im ersten Falle, betreffs dessen ich auf ein späteres Kapitel meiner Knorpeluntersuchungen verweise, sehen wir Knorpelzellen, deren Protoplasma durch reichliche Fettanhäufung auf eine dünne, kernhaltige Oberflächenschicht reduciert erscheint durch eine typische, wenn auch äusserst spärliche Grundsubstanz getrennt, aus der die Zellen als nackte Protoplasmakörper isoliert werden können. Dieses Gewebe ist, wie jeder echte Knorpel, gefässlos in dem Sinne, dass die einzelnen Zellen nicht von Blutcapillaren umgeben werden.

Bei der Katze finden wir die Hauptmasse des Organs (Fig. 4) (die basalen zwei Drittel ausschliesslich) gebildet aus von Membranen umschlossenen, mit den charakteristischen sogenannten Lochkernen (Fig. 6 L K) ausgestatteten Fettgewebszellen, zwischen welchen an Stelle einer Grundsubstanz Blutcapillaren, kollagene Faserbündel und elastische Fasern verlaufen. Stärkere Bindegewebsbalken, vermischt mit elastischen Fasern verbinden gegen die Spitze der Epiglottis quer durch die ganze Dicke die sogenannten perichondralen Überzüge, eine Anordnung, die Zuckerkandl auch von Lemur, Göppert von den Monotremen und vom Hund hervorheben. Die laryngeale und linguale Grenzschicht des Epiglottisskeletes besteht vorwiegend aus längs verlaufenden, stärkeren Bindegewebsbündelchen und elastischen

Fasern und begrenzt in den basalen Teilen unmittelbar das Fettgewebe (Fig. 4 PZ). Weiter gegen die Spitze der Epiglottis nehmen diese Grenzlagen immer mehr den Charakter eines Perichondriums an. Zunächst tritt nach innen von den Faserlagen eine schmale, an der laryngealen Fläche weiter hinunterreichende und stärker entwickelte, vielfach unterbrochene und mit Zwickeln zwischen die Fettzellen eingreifende Lage eines gleichsam vorknorpeligen Gewebes auf (Fig. 4 BZ). Dieses ist vor allem durch eine ziemlich reichliche, schwach basophile Grundsubstanz mit zahlreichen eingestreuten Zellen ausgezeichnet; die Zellen sind teilweise typische Bindegewebszellen von spindelförmiger oder ästiger Form. So gleicht das Gewebe sehr einem Schleimknorpel von Ammocötes, um so mehr, als durch die Grundsubstanz oxyphile Faserbündel, allerdings auch elastische Fasern, in das Innere der Epiglottis ziehen.

Inseln dieses Gewebes finden sich weiter gegen die Spitze der Epiglottis auch mitten zwischen die Fettzellen eingelagert (Fig. 4 I, Fig. 5).

Dieses Gewebe ist, wie die später zu besprechende Entwickelung lehrt, als Rest eines indifferenten Bindungsgewebes zu betrachten, dessen Elemente einerseits in Fettzellen, andererseits in blasige Stützzellen und Knorpelzellen übergehen können. Dies muss man aus dem Vorkommen vereinzelter oder von Gruppen abgerundeter Zellen in diesem indifferenten Gewebe schliessen, die ohne schärfere Abgrenzung nebeneinander oder zwischen den eckigen, verästelten Zellen liegen und durch schöne, kugelige Kerne ausgezeichnet sind (Fig. 6a). Neben solchen Zellen sind weiter grössere mit deutlicher zarter, oxyphiler Kapsel, bläschenförmigem Kern und nicht retraktilem, homogenem, aber schwach mit Eosin färbbarem Zellkörper sichtbar (Fig. 6 b).

Solche Zellen hat auch Zuckerkandl (l. c.) von der Peripherie der Epiglottis von Chiromys, wie ich betonen muss, an

einem histologisch schlecht conservierten Objekte als typische Knorpelzellen abgebildet. Dass es sich um solche nicht handeln kann, geht bei der Katze aus dem Vergleich mit daneben liegenden, besonders gegen und in der Spitze der Epiglottis zahlreicheren zweifellosen Knorpelzellen hervor, die einen retrahierten, protoplasmatischen Zellkörper (Fig. 8 Z), dunkel und gleichmässig gefärbte Kerne, basophile Kapseln oder Höfe (H) und homogene oder elastische Zwischensubstanz (IT) besitzen.

In diesem Spitzenteil der Epiglottis haben sich auch die Grenzlagen zu einem echten Perichondrium mit zur Oberfläche parallel gestellten, abgeplatteten Zellen verdichtet (Fig. 8 P).

Obwohl man dieses geschilderte Gewebe in den Randpartien der Epiglottis als Knorpel bezeichnen muss, so sei doch besonders hervorgehoben, dass dieses Knorpelgewebe leicht erkennbar unterschieden ist von echtem Hyalinknorpel, wie z. B. dem des Schildknorpels.

Ausser aus den geschilderten morphologischen Übergängen der „Knorpelkerne" durch die von Zuckerkandl erwähnten „scharf conturierten, hellen, durchsichtigen Körper mit deutlichem Kern" (die auch an schlecht fixierten Objekten keine Retraktionserscheinungen zeigen), in indifferentes Zellgewebe, geht dies auch noch aus dem färberischen Verhalten hervor.

Während sich die oben beschriebene basophile Grenzschichte (Fig. 4, BZ und BZ') zwar mit Delafields Hämatoxylingemisch blau und mit stark verdünntem Thionin metachromatisch färbt, bleibt sie bei Färbung mit sauerem Toluidinblau nach Lundvall[1]) und sauerem Methylenblau nach Hansen[2]) ungefärbt; ebenso bei Färbung mit 1/2 %igem wässerigem Thionin [Terrazas[3])]. Dagegen färben sich mit letzterem in den Knorpelkernen die Zellhöfe stark, während sie mit dem empfindlichen

[1]) Anat. Anz. Bd. 25. 1904. S. 219.

[2]) Anat. Hefte. Bd. 27. 1905. S. 599 u. f.

[3]) Rivista trimestral micrografica. Madrid. Vol. I. 1896. p. 113.

saueren Toluidin- oder Methylenblau nahezu farblos bleiben, d. h. bei der Alkoholbehandlung die Farbe nahezu vollständig abgeben.

Die geschilderten Verhältnisse sind bei der Katze leicht festzustellen. Ähnlich wie bei der Katze verhält sich das Epiglottisskelet nun auch bei Chiromys und Lemur, wie ich an Präparaten, die mir Hofrat E. Zuckerkandl liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt hat, sehen konnte. Nur unterscheidet sich die Epiglottis von Lemur varius von der der Katze dadurch, dass in den basalen Teilen zwischen die Fettzellen auch reichliche Drüsenläppchen eingelagert erscheinen, während es selbst in den Randteilen nicht mehr zur Entwickelung von Knorpelgewebe zu kommen scheint. Unter den begrenzenden Faserlagen der Oberfläche findet sich nur eine schmale, gegen die Spitze zu an Breite zunehmende Zone, welche aus einstrahlenden starken Bindegewebsbündeln gebildet wird, zwischen denen blasige Zellen mit deutlichen, membranartigen Kapseln eingelagert erscheinen. Ausserdem durchsetzt ein ungemein dichtes und teilweise starkes Geflecht elastischer Fasern vornehmlich quer zur Längsachse das ganze Innere. Wenn auch viele dieser Fasern aus den Grenzlagen einstrahlen, so sind diese doch verhältnismässig viel ärmer an elastischem Gewebe, als das Innere.

Umgekehrt erscheinen bei Chiromys die Grenzlagen reicher an elastischen Fasern als das Innere; hier treten solche nur gegen die Spitze zahlreicher auf. Auch bei Chiromys scheint es nicht mehr zur Entwickelung von Knorpel zu kommen, sondern nur zur Bildung einer Rinde aus blasigem Stützgewebe.

Es wäre von Interesse, diese sog. Knorpel an gut fixiertem Material zu untersuchen.

So muss es als zweifellose Thatsache anerkannt werden, dass bei der Katze und den genannten Prosimiern fast das ganze

Epiglottisskelet an Stelle von Knorpel typisches Fettzellgewebe aufweist.

In geringerem Grade ist dies, wie schon erwähnt wurde, auch bei anderen Tieren der Fall; so besonders beim Hunde, dessen Epiglottis zuletzt Göppert[1]) ziemlich eingehend beschrieben hat. Dazu möchte ich nur bemerken, dass auch beim Hunde die Knorpelinseln der vielfach durchlöcherten, dünnen Platte, welche gleichsam den äusseren Rahmen des Epiglottisskeletes bilden, durch Zellgruppen in das Fettgewebe im Inneren übergehen, welche aus nicht retraktilen, auch nach Härtung in Müllerscher Flüssigkeit blasenförmigen Zellen mit schönen runden Kernen bestehen (Fig. 14). Die Körper der Zellen sind homogen, kaum färbbar, entbehren deutlicher Kapseln und zwischen ihnen ziehen elastische Fasern durch. So erinnert dieses ganze Gewebe an gewisse Übergangsformen des blasigen Stützgewebes, z. B. an das von Studnička[2]) bei den Knochenfischen beschriebene, über dessen besonderes Aussehen ich mich bereits kurz geäussert habe[3]).

Nach den Angaben von Oppel[4]) finden sich auch im Epiglottisknorpel vom Fuchs und Dachs zahlreiche Lücken, die „ähnlich wie beim Hund von grossen Zellen, offenbar Fettzellen und Bindegewebe ausgefüllt werden."

Es handelt sich also in der Zusammensetzung des Epiglottisskeletes um eine weit verbreitete Substitution des Knorpels durch Fettzellgewebe; sie beweist, dass die für die Epiglottis wesentliche Funktion der Versteifung auch durch Fettzellgewebe geleistet werden kann, wodurch die Auffassung dieses als einer Art blasigen Stützgewebes gerechtfertigt erscheint; darauf werde ich an anderer Stelle eingehen.

---

[1]) Jenaische Denkschr. VI. 1901. S. 585.
[2]) Anat. Hefte. Bd. 21. 1903. S. 345 u. f.
[3]) Anat. Anz. Bd. 23. 1903. S. 472.
[4]) Lehrbuch der vergleichenden mikroskop. Anatomie. Bd. 6. 1905. S. 436.

Die Bedeutung dieser Substitution wird aber erst vollkommen klar, wenn man die Entwickelung d. h. die Histogenese bis zur Ausbildung des fertigen Organes verfolgt.

Ich wählte dazu als Objekt die Epiglottis der Katze und habe eine Reihe von Entwickelungsstadien ausschliesslich an Sagittalschnittserien mittelst verschiedener Färbungen untersucht. Diese Färbungen waren hauptsächlich auf die Darstellung des Knorpel-, Binde- und elastischen Gewebes gerichtet. Die genannte Schnittrichtung wurde deshalb gewählt, weil die histologische Differenzierung von der Basis des Organes gegen die Spitze fortschreitet; dann hat sie auch den Vorteil, dass sie das Organ in der grössten Ausdehnung zeigt und dass man an den Schnitten zum Vergleich stets jenes Stück des Thyreoidknorpels, auf welchem die Epiglottis aufsitzt, mitbenützen kann.

Das jüngste von mir untersuchte Stadium war von einem 7,5 cm langen Katzenembryo.

Die Knorpel des Laryngotrachealskeletes sind schon vollständig als typische Hyalinknorpel gekennzeichnet. Der Knorpel des Hyoids zeigt bereits eine perichondrale Knochenkruste (Fig. 2, Th und H).

Die Anlage des Epiglottisskeletes (A) wird von einer dichtzelligen Masse gebildet, welche bei schwacher Vergrösserung schon ziemlich scharf abgegrenzt erscheint. Sie misst an ihrer Basis, mit der sie dem oberen, inneren Rand des Schildknorpels aufsitzt 0,3 mm, die Länge beträgt 1,22 mm. Die Form ist die eines sehr spitzwinkeligen, ventralwärts gekrümmten Dreieckes, dessen ebenfalls concave Basis in den seitlichen Abschnitten den oberen Rand des Schildknorpels umfasst, während sie in den der Medianlinie nahe gelegenen Teilen (Fig. 2) an der dorsalen Fläche des Schildknorpels mit einer ausgezogenen Spitze herabgerückt erscheint. Das Perichondrium des Schildknorpels, welches sehr dichtzellig ist (P) geht ohne Grenze über in die zellige Anlage der Epiglottis, und eine grosse Anzahl

länglicher Kerne in der letzteren lässt eine zur Knorpeloberfläche parallele Stellung erkennen. Ein anderer Teil der Zellkerne ist mehr abgerundet. Zwischen den dichtgedrängten Zellkernen sind besonders in den basalen Teilen schon Gefässanlagen zu sehen; weiter zahlreiche, feinste Bindegewebsfäserchen, welche in dorso-ventraler Richtung verlaufen und kaum färbbare, feinste elastische (verästelte) Fäserchen. Körnige Vorstufen dieser Fäserchen konnte ich hier nicht beobachten; sie treten vielmehr gleich als glatte, feinste Fäserchen in die Erscheinung, die nur dann, wenn sie verästelt sind von Bindegewebsfäserchen unterschieden werden können. Dagegen muss ich es unentschieden lassen, ob besonders stark und gleichmässig färbbare (auch mit sauerem Orcein) und langgestreckte Kerne nicht in einer näheren Beziehung zum Auftreten der elastischen Fäserchen stehen.

Bei starker Vergrösserung sieht man besonders an der hinteren Fläche die Elemente der Anlage sich allmählich mit denen der Schleimhaut vermischen; an der vorderen Fläche wird die Anlage stellenweise durch einige Gefässchen schärfer begrenzt und die Fasern des M. hyo-epiglotticus (Fig. 2. M) treten an sie heran, so dass die sehnigen Ansätze dieses direkt in die Anlage einstrahlen. An der Spitze (Fig. 2. A'), beziehungsweise an den Rändern verliert sich die Anlage ganz unvermerkt in die Schleimhaut.

Als auffällig muss ich hier noch erwähnen, dass etwas dorsal vom oberen freien Rande der Epiglottis das niedrige, geschichtete Epithel des Zungengrundes auf einmal höher wird (Fig. 2. E) und von grubigen Einsenkungen durchsetzt erscheint. Diese sind mit flimmerndem Cylinderepithel ausgekleidet, während zwischen den Gruben sich Hügel von Pflasterepithel vorwölben. Kurz es zeigt an der hinteren Fläche der Epiglottis der ganze Epithelüberzug eine merkliche Verdickung und Umbauerscheinungen, wie ich sie anderwärts geschildert habe[1]), bis es

[1]) Virchows Arch. Bd. 177. 1904. S. 181.

im Aditus laryngis zu einem glatten geschichteten Pflasterepithel wird, das auf die Stimmbänder übergeht.

Beim nächsten untersuchten Stadium, einem Fötus von 14,5 cm Länge zeigt die Epiglottis schon wohl erkenntlich die äussere Form des fertigen Organes, aber ohne jegliche Spur eines knorpeligen Charakters im Inneren. Die Anlage ihres Skeletes wird oberflächlich durch dichtere und stärkere Bindegewebsbündelchen und Zellen mit langgestellten Kernen abgegrenzt. Sie misst an der Basis, die mit leichter Concavität (am Sagittalschnitt) den convexen Rand des Schildknorpels umfasst 0,6 mm in der Breite und 2,4 mm in der Länge nach der starken Krümmung gemessen.

Das von den faserigen Grenzlagen umschlossene Gewebe besteht im basalen Abschnitte aus quer die ganze Dicke der Anlage durchsetzenden Bindegewebsbündelchen, die auch von längeren längsverlaufenden gekreuzt werden; zwischen die ersteren sind lichtere, d. h. lockerer gelegene Zellgruppen eingeschlossen, die aus rundlichen oder ästigen, teilweise auch spindelförmigen, dann quer gestellten Zellen bestehen (Fig. 9). Gegen die umgebogene Spitze nimmt die Anlage einen mehr gleichmässig zelligen Charakter an. Zwischen den Kernen findet sich ein von Vakuolen vielfach durchbrochenes feines protoplasmatisches Netzwerk (Formalinfixierung).

Elastische Fasern sind noch sehr spärlich; am deutlichsten entwickelt sind sie in den Grenzlagen, besonders an der lingualen Basis. Das Innere durchsetzen nur vereinzelte auffallend feine, schwach färbbare und wie es scheint noch vielfach unverzweigte elastische Fasern. Dagegen durchziehen Gefässe (Fig. 9. G) die ganze Anlage und in den basalen Teilen sieht man bereits einzelne runde Zellen mit deutlicher Membran eine bedeutende Grösse erreichen und im Protoplasma Fetttropfen auftreten (Fig. 9. FZ): das erste Erscheinen von Fettgewebszellen ist hier also schon beim Fötus wahrzunehmen.

Das nächste Entwickelungsstadium wurde an einer neugeborenen Katze untersucht. Die basalen Teile der Anlage des Epiglottisskeletes sind aufgehellt durch grössere im extrahierten Zustande blasig erscheinende Fettzellen, in deren Nachbarschaft reichlich Gefässe sichtbar sind. Diese hellen Zellgruppen drängen die zwischen ihnen gelegenen Zellen und Faserbündel zu dunkleren Strängen zusammen, welche die ebenfalls deutlicher hervortretenden faserigen Grenzlagen quer durch die ganze Anlage verbinden. Die letzten vereinzelten Fettzellen reichen bereits bis gegen die Mitte des Längsdurchmessers. In der distalen Hälfte besteht die Anlage wieder mehr aus gleichmässigen Kernen mit feinen, schaumigen Protoplasmanetzen dazwischen und reichlichen Kapillaren. Die quergestellten elastischen Fäserchen treten deutlicher hervor und scheinen vermehrt; aber immer sieht man auch noch feinste, kaum gefärbte solche Fasern, die mit den Bindegewebsbündeln ziehen. An der Spitze strahlen die letzteren einfach in den häutigen Überzug aus, so dass hier eine Grenze der Anlage nicht festzustellen ist.

Beim 8 Tage alten Kätzchen beträgt die Länge des Epiglottisskelets 4,2 mm, die Breite an der Basis etwa 0,7 mm. Diese Basis (Fig. 3. B) ist an der vorderen Fläche des Thyreoidknorpelrandes (Th) gleichsam herabgerückt und umfasst ihn nicht mehr, wie im vorigen Stadium, sondern schmiegt sich in eine leichte Aushöhlung der vorderen Fläche, die in den convexen Rand des Schildknorpels übergeht.

Der basale Teil erscheint sehr stark aufgehellt und wird vorwiegend von grossen Fettzellen gebildet, zwischen denen sich nur vereinzelte Faserzüge und reichliche Gefässe (G) befinden. Die Fettzellen durchbrechen an der hinteren Fläche stellenweise sogar die faserigen Oberflächenlagen, so dass sie in die eigentliche Schleimhaut zu liegen kommen.

Weiter gegen die Spitze werden die Fettzellen spärlicher,

hauptsächlich an der Hinterfläche; einzelne Fettzellen finden sich aber noch an der unteren Grenze des obersten Viertels der Epiglottis (FZ').

Was das Verhalten des übrigen Gewebes anlangt, so wiederholen sich gegen die Spitze hin die an den jüngeren Stadien geschilderten Bilder gleichsam in gedrängter Reihenfolge, so dass die Spitze die frühembryonalen Zustände zeigt und gegen die Basis hin allmählich die der späteren Zustände sich folgen.

Das gleiche gilt im allgemeinen auch von den noch weiter untersuchten Stadien der Epiglottis einer 14 Tage und einer ein Monat alten Katze.

Diese zwei Stadien zeigen aber auch, dass individuelle Verschiedenheiten, besonders in der Ausbildung des Fettgewebes vorkommen.

Während die Anlage des Epiglottisskeletes bei der 14 Tage alten Katze die des vorigen Stadiums an Ausdehnung kaum übertraf, war die Entwickelung der Fettzellen schon weit gegen die Spitze vorgedrungen. Allerdings zeigen auch noch die meisten Fettzellen des basalen Teiles embryonalen Charakter, indem zwischen den extrahierten Fetttropfen Protoplasmanetze (plurivakuoläre Fettzellen; vgl. Fig. 9 FZ, Fig. 12a) oder um einen grossen solchen eine breitere protoplasmatische Rinde nachweisbar bleibt (univakuoläre Fettzelle).

Die Spitze, bezw. der Randteil wird wieder ausschliesslich aus indifferenten Zellen gebildet, zwischen denen Blutcapillaren und feine elastische Fäserchen verlaufen.

Bei der einmonatigen Katze, deren Epiglottisskelet 5,28 mm in der Länge, 0,9 mm in der Breite an der Basis mass, besteht dieser basale Teil aus vollkommen ausgebildetem Fettzellgewebe, in dem die äusserst dünnwandigen Blasen der extrahierten, leeren Zellen vielfach unmittelbar aneinander grenzen, teilweise nur durch ein spärliches Zwischengewebe von elastischen Fäserchen, Bindegewebsbündeln und Gefässen getrennt werden.

Weiter hinauf werden die Fettzellen verhältnismässig viel spärlicher als im vorigen Falle und bildet das indifferente Gewebe eine ziemlich compacte Masse, die nur in ihren axialen Teilen von kleineren Fettzellgruppen der Gefässe unterbrochen ist. Der Spitzen- bezw. Randteil besteht nur aus diesem compacten Gewebe, das nunmehr jedoch eine stark mit Delafields Hämatoxylingemisch, aber auch saurem Orcein und Ehrlichs Hämatoxylin färbbare Grundsubstanz zeigt und so einen sehr knorpel- oder besser vorknorpelartigen Charakter angenommen hat.

Wenn man dieses Stadium allein vor sich hat, so könnte man es leicht für eine Art embryonalen Hyalinknorpels und diesen irrtümlich für die Matrix des späteren elastischen Knorpels halten, wie dies ja von mancher Seite geschehen ist. In der That handelt es sich aber noch immer um ein indifferentes Gewebe, dessen Zellen sich weiterhin in Fettzellen, blasige Stützzellen oder Knorpelzellen umwandeln können.

Zwischen den Zellen, die teilweise noch deutlich eine ästige Form besitzen, lassen sich bei geeigneter Färbung allenthalben bis nahe zur Spitze feinste elastische Fäserchen nachweisen. Von einem wirklichen Knorpelgewebe kann auch noch in diesem Stadium keine Rede sein.

Das letzte der untersuchten Entwickelungsstadien betrifft die Epiglottis eines 2½ monatigen Katers. Die Bezeichnung „Entwickelungsstadium“ verdient diese Epiglottis selbstverständlich nur in Hinsicht auf die gewebliche Differenzierung, denn funktionell dürfte sich das Organ beim 2½ monatigen Tier kaum anders verhalten, als beim erwachsenen.

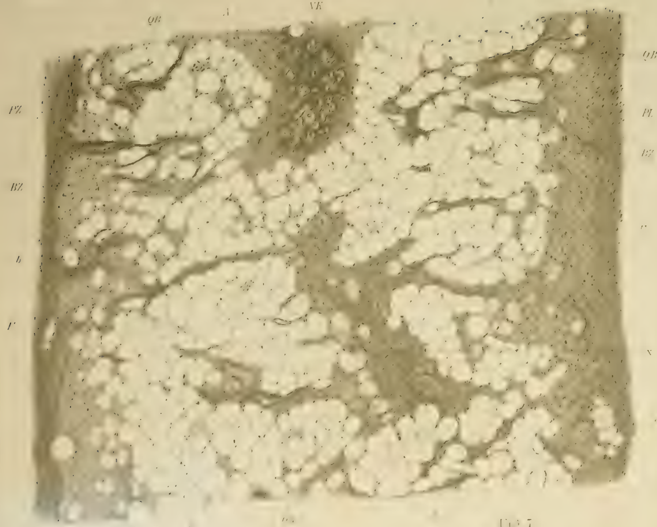
Die Länge des ziemlich stark gekrümmten Epiglottisskeletes beträgt von der Basis bis zur Spitze (am medianen Sagittalschritt mit Berücksichtigung der Krümmung gemessen) etwas über 9 mm, die Breite der Basis 1,7 mm. Davon besteht etwas mehr als die basale Hälfte aus typischem Fettzellgewebe (Fig. 11, F das von längsverlaufenden Zügen stärkerer Bindegewebsbündel

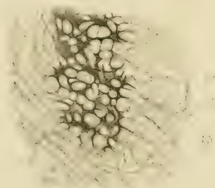
nach Art eines Perichondriums begrenzt wird. Solche dringen auch zwischen die Fettzellen ein und durchsetzen das Organ in dorsoventraler Richtung; mit ihnen auch elastische Fasern, die aber im allgemeinen spärlich, nur in den Grenzlagen („Perichondrien") des basalen Teiles, besonders der vorderen reichlicher sind.

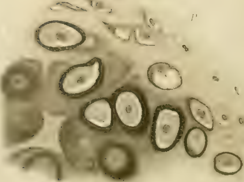
In den basalsten Teilen reichen die Fettzellen bis unmittelbar an die faserigen Grenzlagen, das sog. Perichondrium heran, ja durchbrechen es an der hinteren Fläche stellenweise, so dass eine Abgrenzung des Epiglottisskeletes von der Schleimhaut nicht möglich ist.

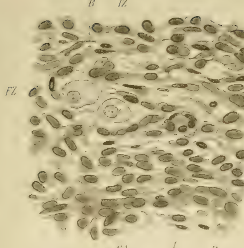
Höher hinauf tritt unter dem sog. Perichondrium (Fig. 11, PL und PZ) wieder eine schmale und immer breiter werdende Zone des indifferenten Bildungsgewebes (BZ) auf und etwa 5,5 mm von der Basis finden sich auch zwischen den Fettzellen im Inneren die ersten kleinen Inselchen dieses Gewebes. Aus dieser Gegend ist die Fig. 11 genommen, an der man die geschilderten Verhältnisse sehen kann.

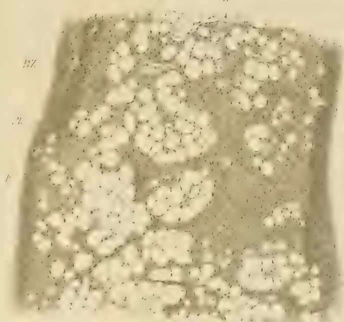
Die Bezeichnung „indifferent" verdient das Gewebe nurmehr insofern, als seine Zellen noch verschiedene Metamorphosen eingehen können. In den tieferen Teilen besteht es teilweise noch aus verästelten Zellen, die durch reichliche Zwischensubstanz getrennt und durch bläschenförmige, helle Kerne mit Kernkörperchen ausgezeichnet sind (Fig. 12, IZ). Daneben finden sich spindelförmige Zellen (I), die oft scheinbar mit welligen Bindegewebsbündelchen in Zusammenhang stehen (BB'). Daneben sieht man noch immer Entwickelungsstadien von Fettzellen, sowohl plurivakuoläre (α), als univakuoläre (α'). Weiter gegen die Spitze bezw. die Seitenränder verschwinden die Bindegewebsbündel zwischen den Zellen und die Zwischensubstanz wird gleichmässiger, nur von spärlichen elastischen Fäserchen durchzogen. Zellgrenzen sind nicht mehr deutlich nachzuweisen, so dass eine Art syncytialer Anlage mit ziemlich reichlicher, schwach


Fig. 5


Fig. 7


Fig. 8.


Fig. 9


Fig. 11

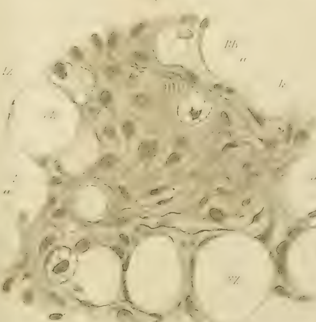
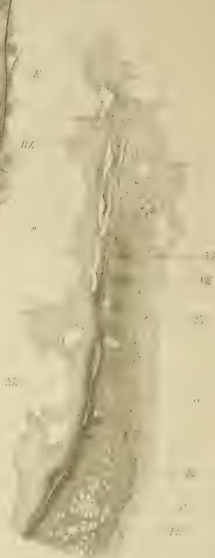

Fig. 12


Fig. 13


Fig. 15


Fig. 10

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

basophiler Grundsubstanz zwischen den äquidistanten Kernen entsteht. Diese sind im allgemeinen wieder durch ihre blasige Form, reichlichen Kernsaft und Kernkörperchen ausgezeichnet. Einzelne Kerne fallen aber stets durch ihre unregelmässige, wie verdrückte Gestalt, starke und gleichmässige Färbbarkeit auf Fig. 12, k). Sie erscheinen wie eingeklemmt zwischen 3—4 Zellterritorien und entsprechen vollkommen den Intercalarzellen, welche bei der ersten Knorpelbildung zu beobachten sind.

Auch noch in diesem Gewebe, welches deutlich einen vorknorpeligen Charakter besitzt, können einzelne Zellen sich in Fettzellen umwandeln. Sie begrenzen sich durch einen zarten, membranartigen Kontur, innerhalb dessen Fetttropfen auftreten.

Die Mehrzahl der Zellen geht aber eine andere Metamorphose ein; sie nehmen an Grösse zu, ohne jedoch die der Fettzellen zu erreichen, ihre Kapsel wird deutlicher und bleibt zunächst mit Eosin färbbar. Manche dieser Zellen nehmen durch Druck eine polyedrische Gestalt an (Fig. 13, BZ). Ihr Zellleib erscheint fast homogen, schwach mit Eosin färbbar und retrahiert sich auch bei Behandlung mit Alkohol oder Formalin nicht. Ihr Kern besitzt eine schöne bläschenförmige Gestalt und ein deutliches Kernkörperchen.

Zwischen den Zellen entsteht ein deutliches Alveolensystem von körnig-krümeliger Grundsubstanz (Fig. 13, IT), das sich mit Delafields Hämatoxylingemisch oder saurem Orcein deutlich, mit spezifischen Knorpelfärbemitteln nur ganz schwach färbt. In diesem interterritorialen Fachwerk scheinen auch einzelne ganze Zellen aufzugehen, zu verdämmern. Auch feine, elastische Fasern durchsetzen es, ohne Netze zu bilden, meist senkrecht zur Fläche der Epiglottis.

Dieses prochondrale Gewebe bildet kernartige Gruppen im Spitzenteile des Epiglottisskeletes (Fig. 10, VK) und in einigen Inseln weiter unten zwischen den Fettzellen. In Fig. 13 ist ein solcher Kern dargestellt.

Typisches Knorpelgewebe mit retraktilen Zellen, homogener und spezifisch färbbarer Zwischensubstanz ist auch in diesem Stadium noch nicht zu sehen. Wie es jedoch aus dem geschilderten Vorstadium beim weiteren Wachstume entsteht, kann man aus einem Vergleiche der Figg. 13 und 8 entnehmen.

Die Zellen, welche anfänglich den Charakter blasiger Stützzellen zeigen, gehen über in dichte protoplasmatische, stark mit Eosin färbbare, retraktile Zellen, welche von dicken, hofartigen Kapseln umgeben erscheinen. Die Kerne der Zellen zeigen Erscheinungen der Pyknose. Die Zwischensubstanz nimmt bis auf die elastischen Fasern einen hyalinen Charakter an und in sie werden teils ganze Zellen (Fig. 8, VZ), teils elastische Fasern eingeschmolzen (Fig. 7, El).

So nimmt das Gewebe inselweise den Charakter eines ausgesprochen kataplastischen Knorpelgewebes an.

Hervorheben muss ich noch das Verhalten des sog. Perichondriums an der Spitze des Epiglottisknorpels bei der 2 ½-monatigen Katze. An der lingualen Fläche lockern sich die Bündel des derben Perichondriums (Fig. 10, PZ) erst ganz an der Spitze (bei S) und strahlen hier in einzelnen welligen Zügen in die Schleimhaut aus. An der laryngealen Fläche hingegen verliert sich die perichondrale Begrenzung (PL) schon weiter unten und löst sich in einzelne Bindegewebsbündel auf (bei α), so dass hier, wie ich es ja schon von den früheren Stadien hervorgehoben habe und wie es Gegenbaur (l. c. S. 44 u. f.) für den Menschen beschrieben hat, eine förmliche Auflösung des Knorpels in die Schleimhaut stattfindet, ein Übergang ohne Grenze, wie ihn kein typischer Hyalinknorpel jemals zeigt.

Wie man aus der vorstehenden Darstellung ersehen kann, handelt es sich bei der Substitution des Epiglottisknorpels durch Fettgewebe nicht um eine kataplastische Umwandlung, also um eine sekundäre Metamorphose, sondern um einen primi-

tiven Ersatz des Knorpelgewebes durch typisches Fettzellgewebe; und zwar geht dieser Ersatz vom basalen Teile aus, den Gegenbaur (l. c. S. 34) als den älteren, bei der Beurteilung des primitiven Verhaltens wesentlichen erkannt und bezeichnet hat.

Aus dieser Entwickelung ergiebt sich aber auch, dass der Epiglottisknorpel kein primitiver ist, wie man es nach der Hypothese Gegenbaurs erwarten müsste, sondern eine sekundäre Verknorpelung, die auf dieselbe Stufe zu stellen ist, wie gewisse Sesamknorpel, die Herzknorpel, die Skleraknorpel, die Lidknorpel u. s. w.

So weit sich bis jetzt übersehen lässt, ist allen diesen Knorpelbildungen das späte Auftreten in der Ontogenese und die häufige gewebliche Abänderung, ihre Fähigkeit, durch verwandte Formen der Stützsubstanzen ersetzt zu werden, gemein. Man kann sie daher im Gegensatz zu den primitiven Knorpeln als sekundäre bezeichnen.

Wenn bisher von der Mehrzahl der Morphologen die Möglichkeit eines sekundären Auftretens von knorpeligen Teilen in Abrede gestellt wird, so kann dies höchstens für die primitiven Knorpel Geltung beanspruchen. Für die hier als sekundäre bebezeichneten Knorpelbildungen ist der Nachweis einer Abstammung vom primitiven Skelet, also von altererbtem Ahnenbesitz nicht zu erbringen. Sie sind Neuerwerbungen, die örtlichen, funktionellen Bedürfnissen ihr Entstehen verdanken.

Allerdings ist es nicht ausgeschlossen, dass solche sekundäre Erwerbungen bei höheren Tieren zu so feststehender Bedeutung gelangen, dass sie immer mehr die Charaktere primitiver Knorpel annehmen. Hierher gehören z. B. die Sesamknorpel der Hand und des Fusses beim Menschen und vielen Säugetieren, die schon verhältnismässig früh in der Ontogenese als echt hyalinknorpelige Elemente angelegt erscheinen[1]. Aber

[1] Vgl. Thilenius, Zur Entwickelungsgeschichte der Sesambeine der menschlichen Hand — Morpholog. Arb. 5. Bd. 1895. S. 309 —, mit dessen Schlussfolgerungen ich übrigens nur teilweise übereinstimmen kann.

schon bei gewissen Säugetieren können sie aus blasigem Stütz gewebe bestehen[1]). Dies ist die Regel bei vielen Sauropsiden[2]), obwohl sich auch schon hier Übergänge zum Knorpelgewebe finden. Hingegen zeigt das Gewebe der Sesamknoten bei Urodelen fast rein fibrösen Charakter, während bei den Anuren Übergänge zum blasigen Stützgewebe in ihnen auftreten.

Mit anderen Worten, die distalen Sesamknoten der Finger und Zehen können, wie ich nachgewiesen habe und noch weiter zeigen werde, dort, wo sie aus solchen Substitutionsgeweben bestehen, unter Umständen durch die geänderte Funktion in ein Gewebe umgewandelt werden, welches auch von dem Erfahrenen vom typischen Hyalinknorpel kaum mehr unterschieden werden kann. Die phylogenetische Vergleichung lässt aber dann leicht den sekundären Charakter solcher Knorpel erkennen. In den meisten Fällen ist dieser aber schon aus einer sorgfältigen Analyse ihrer histologischen Struktur zu erschliessen.

Um nach dieser notwendigen Abschweifung wieder auf den Epiglottisknorpel zurückzukommen, so muss ich noch das bekannte Vorkommen von kleinen Inseln anscheinend hyalinen Knorpels in der Epiglottis des Menschen, der Cetaceen (Symington), das teilweise hyaline Aussehen der Epiglottis bei Ornithorhynchus etc. (Göppert) mit Symington als eine sekundäre Erscheinung und nicht als den Rest eines phylogenetisch-hyalinen Epiglottisknorpels auffassen.

Hier scheint mir nun der Ort, auf das eigentümliche Verhalten des Epiglottisknorpels bei der weissen Ratte näher einzugehen. Wie erwähnt, fand Gegenbaur diesen Knorpel von hyaliner Beschaffenheit, nur durch eine geringere Intercellularsubstanz unterschieden von anderen Knorpeln des Larynx.

[1]) Vergl. meine Mitteilungen über die Sesamknoten bei Chiropteren und Nagern in der Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 83. 1905. S. 270.

[2]) Vergl. dieselbe Zeitschrift Bd. 73. 1903. S. 380 und Centralblatt für Physiologie Bd. 16. 1903. S. 734.

Auf den ersten Anblick empfängt man in der Tat diesen Eindruck; ja nicht nur der feinere Bau, sondern auch das mikrochemische Verhalten des Epiglottisknorpels zeigt eine auffallende Übereinstimmung mit dem des Schildknorpels.

Hier hätten wir also doch einen Fall von hyalinem Epiglottisknorpel d. h. jene von Gegenbaur so betonte, mit anderen Skeletknorpeln übereinstimmende gewebliche Beschaffenheit vor uns?!

Ich glaube, diese Thatsache kann nicht geläugnet werden, ohne jedoch zur Annahme der Hypothese Gegenbaurs zu zwingen. Die gewebliche Übereinstimmung betrifft nämlich nur einen und zwar den kleineren Teil der Epiglottis, während der grössere wieder deutlich Merkmale einer sekundären Knorpelbildung erkennen lässt.

Wie man sich leicht überzeugen kann, ist der grössere, basale Teil der Epiglottis bei der Ratte röhrenförmig eingerollt, so dass sie als freier Teil nur wenig in Gestalt eines stumpfwinkeligen und gleichschenkeligen Dreieckes vorspringt.

H. Albrecht[1]) hat das so ausgedrückt, dass er die Epiglottis als relativ stark reduziert bezeichnet, sowohl was die Basis, wie auch, was die Seitenteile betrifft. „Letztere haben keinen unteren Rand mehr, sondern ziehen im Bögen, ein sanftes Eck bildend, zur Spitze. Die Epiglottis ist so an den Schildknorpel befestigt, dass sie mit ihrer Basis noch in das Bereich desselben zu liegen kommt. Die Seitenränder gehen in hohe aryepiglottische Falten über, die sich an die Spitze des Aryknorpels ansetzen."

Aus dieser Beschreibung ergiebt sich, wenn auch nicht sehr deutlich, dass der Aditus ad laryngem bei der Ratte röhrenförmig ist; der ventrale Rand der Röhre erhebt sich von den

[1]) Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugetierkehlkopfes. Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. math.-naturw. Kl. Bd. 105. Abt. III. 1896. S. 264.

„sanften Ecken" zur Bildung einer breiteren als hohen, ventralwärts gekrümmten Epiglottisspitze.

Schon bei Lupenbetrachtung des frischen Kehlkopfes fällt in der ventralen Röhrenwand eine mehr gleichartige Mittelpartie von der Gestalt einer Lanzenspitze auf, während links und rechts davon das, was die Autoren als aryepiglottische Falten bezeichnen, was aber grösstenteils die Seitenteile der Epiglottis sind, mehr unregelmässig, wie von Grübchen unterbrochen sind.

Färbt man einen Kehlkopf mittelst einer der modernen Methoden zur isolierten Darstellung des Hyalinknorpels, etwa nach van Wíjhe[1]) oder Lundvall[2]) durch, so tritt die erwähnte Mittelpartie in Gestalt einer Lanzenspitze ebenso stark gefärbt hervor, wie der Schildknorpel, während die an Masse überwiegenden Seitenteile der Epiglottis farblos bleiben, sich also nicht wie Hyalinknorpel verhalten. Dem entspricht auch das histologische Bild an Längs- und Querschnitten; der axiale, hyalinknorpelige Teil geht seitlich teils unmittelbar, teils durch Vermittelung von Fasergewebe in Knorpellamellen über, die von der Spitze zur Basis an Breite zunehmen, vielfach durchlöchert sind und aus einem Gewebe bestehen, das eine Mischform von elastischem Knorpel und blasigem Stützgewebe darstellt.

Dieses Gewebe giebt nicht die specifische Farbreaktion echten Hyalinknorpels und entbehrt vielfach, besonders an der laryngealen Fläche der Begrenzung durch ein Perichondrium, so dass hier das Knorpelgewebe ganz allmählich in das Schleimhautstroma übergeht.

Von besonderem Interesse ist nun aber, dass der hyaline Teil des Epiglottisskelets continuierlich mit dem Schildknorpel zusammenhängt, wenn auch nur an zwei

[1]) A new method for demonstrating cartilaginous mikroskeletons. — Proc. of Konink. Akad. van Wetensch. Amsterdam 31. Mai 1902, p. 47.

[2]) l. c.

beschränkten Stellen; nämlich mittelst der zwei von Gegenbaur erwähnten basalen „Fortsätze“.

Gegenbaur selbst lässt diese Fortsätze sich nur „in Ausschnitten der hinteren (dorsalen) Fläche der medianen Thyreoidpartie anfügen“ (l. c. S. 33).

In Wirklichkeit kann man aber an Durchschnitten sowohl, wie am durchsichtig gemachten, gefärbten Kehlkopf den ununterbrochenen Zusammenhang beider Knorpel, des Schild- und Epiglottisknorpels an diesen Stellen sehen. Besonders deutlich ist auch die Continuität des Perichondriums an der dorsalen Fläche, wo es in dieser basalen Partie stärker entwickelt ist.

So entsteht zwischen dem oberen Rand des Schildknorpels und der Basis des Epiglottisknorpels eine Lücke, die seitlich von den beiden Fortsätzen begrenzt und von einer Schleimdrüse vollkommen ausgefüllt wird.

Ich bemerke hier, dass ein solcher continuierlicher Zusammenhang des Kehldeckel- mit dem Schildknorpel auch für einige echte Cetaceen angegeben wird (Stannius l. c. S. 449), von denen Symington andererseits mitteilt, dass die Epiglottis auch Inseln hyalinen Knorpels enthalte.

Eine solche Beziehung zwischen Schild- und Epiglottisknorpel hat bekanntlich Gegenbaur entschieden in Abrede gestellt (l. c. S. 43). Es fragt sich nun, welche Bedeutung man dem geschilderten, axialen hyalinknorpeligen Teile des Epiglottisskeletes bei der Ratte zusprechen will. Darüber könnte vielleicht die genaue Verfolgung der Histogenese Aufschluss geben. Vielleicht handelt es sich hier, ähnlich wie das Stannius il. c. S. 449) vom Fischotter angiebt, um einen Processus epiglotticus des Schildknorpels neben einer eigenen Epiglottis.

Ich begnüge mich hier den Nachweis erbracht zu haben, dass die Epiglottis bei der Ratte aus zwei verschiedenen Teilen besteht, von denen der kleinere, axiale, hyalinknorpelige ein drekter Fortsatz des Schildknorpels ist, während der grössere

periphere deutlich als secundäre Knorpelbildung gekennzeichnet ist. Als merkwürdig erwähne ich nur noch, dass vereinzelte Inseln oder Kerne des letzteren Gewebes auch zwischen der eigentlichen Epiglottisplatte und dem Epithelüberzug des Kehlkopfinneren in der Schleimhaut verstreut gefunden werden.

Fasst man die hier gewonnenen Anschauungen mit den früheren Darlegungen zusammen, so scheinen sich mir im wesentlichen vier Punkte zu ergeben, welche mit der Theorie vom branchiogenen Ursprunge des Epiglottisknorpels unvereinbar sind: 1. Ist es nicht erwiesen, dass dieser Knorpel bei irgend einem Tiere je eine hyaline Anlage besitzt, wie ein typischer Skeletknorpel. Wo eine solche behauptet wurde, hat es sich ergeben, dass es sich entweder um elastischen Knorpel oder um ein Gewebe handelt, das vom histologischen und histogenetischen Standpunkte aus die Bezeichnung eines Hyalinknorpels nicht verdient. Die Ableitung eines Skeletstückes vom Knorpel eines Kiemenbogens kann aber doch nur auf den Nachweis aufgebaut werden, dass dieses Skeletstück in einer Anzahl von Fällen wenigstens zweifellos die Textur des Kiemenknorpels oder dieselbe Anlage zeigt.

Diesen Nachweis glaubte ja Gegenbaur auch erbracht zu haben; sein gründliches Eingehen auf diese Frage zeigt am besten, welchen Wert er auf diesen Nachweis gelegt hat. Heute muss er jedoch als nicht erbracht bezeichnet werden und damit ist der Hypothese Gegenbaurs eine Hauptstütze genommen.

2. Trägt das Epiglottisskelet unverkennbar die Charaktere einer sekundären Verknorpelung an sich, was aus dem ontogenetisch späten Auftreten des Epiglottisknorpels und seiner Substitutionsfähigkeit durch niedriger stehende Stützsubstanzen zweifellos hervorgeht.

3. Zeigt der Epiglottisknorpel innige Beziehungen teilweise zum Schildknorpel, besonders in seiner ersten Anlage und

4. auch zur Schleimhaut der Epiglottis, besonders in seinem späteren Vorwachsen.

Betreffs des dritten Punktes erinnere ich an den innigen Anschluss der indifferenten Anlage des Epiglottisskeletes an die Wachstumsschichte, das Perichondrium des Schildknorpels, sowie an die von Gegenbaur selbst erwähnte „gewebliche Continuität" zwischen Epiglottisknorpel und Thyreoid in manchen Fällen, die sich bis zur knorpeligen Einheit (bei der Ratte, Cetaceen?) steigern kann.

Für das Ausgehen sekundärer Knorpelbildungen vom Perichondrium primitiver Knorpel oft in grosser Ausdehnung liegen ganz ähnliche Beispiele bei niederen Wirbeltieren (Cyclostomen und Knochenfischen) vor. Auch hier können diese sekundären Bildungen manchmal auf der Stufe eines blasigen Stützgewebes stehen bleiben und so den sekundären Charakter besonders deutlich bezeugen.

Was endlich die Beziehungen zur Schleimhaut anlangt, so verweise ich auf die wiederholt geschilderten Übergänge des Epiglottisknorpels in die umgebende Schleimhaut, ohne dass die jedem hyalinen Skeletknorpel eigentümliche Begrenzung durch eine besondere perichondrale Schichte nachzuweisen wäre. Dieser Übergang wurde ebenfalls von Gegenbaur selbst nicht nur für den Menschen und Chiropteren, bei denen er ihn als „sekundären Zustand" erklärte, sondern auch für Perameles (Marsupialier) zugegeben.

Nach allem wird man den Epiglottisknorpel nicht von einem Kiemenbogenpaar ableiten können, sondern als eine sekundäre Knorpelbildung auffassen müssen, die teils vom Schildknorpel ausgehen, teils bis zu einem gewissen Grade selbständig in der Schleimhaut weiter wachsen kann. Der Grund für diese Bildung wird ungezwungen darin zu suchen sein, dass die glossolaryngeale Schleimhautfalte durch eine neugewonnene Funktion einer festeren Stütze bedurfte.

Durch diese Auseinandersetzungen wird natürlich das Problem von der Beziehung der ersten Epiglottisanlage zu den Kiemenbogen, für welche soeben wieder Soulié und Bardier[1]) eingetreten sind, nicht berührt. Hervorheben möchte ich nur, dass diese Autoren, welche die Epiglottis auf Kosten des 4. Bogenpaares entstehen lassen, ausdrücklich betonen, dass es nahezu unmöglich ist, beim menschlichen Embryo die phylogenetischen Beziehungen zwischen dem Skelete der Kiemenbogen und den knorpeligen Bildungen des Kehlkopfes festzustellen.

[1]) Sur les premiers stades du développement du larynx chez le foetus humain. — C. R. de l'Assoc. des Anat. VIII. réun. Bordeaux 1906. p. 41.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Epiglottisknorpel von Rhinolophus ferrum equinum. Altes Alkoholobjekt. Saures Orcein nach Unna-Taenzer. Sagittalschnitt. P perichondrale Schicht, auf der das Epithel der laryngealen Seite unmittelbar aufsitzt. E elastische Fasern. H hyaline Höfe. Vergr. 500.

Fig. 2. Medianer Sagittalschnitt durch die Epiglottisanlage eines 7,5 cm langen Katzenembryo. Pikrinsublimat, Ehrlichs saur. Haematox.-Eosin. A Anlage des Epiglottisskeletes bei A' sich in die Epiglottisfalte EF verlierend, g Blutgefässe, Th Thyreoidknorpel, P Perichondrium desselben, H Hyoid, M Fasern des M glosso-epiglotticus, E verdicktes und mit drüsenartigen Gruben versehenes Epithel an der hinteren Epiglottisfläche. Vergr. 46.

Fig. 3. Medianer Sagittalschnitt durch die Epiglottis eines 8 Tage alten Kätzchens. Schwaches Gemisch von Flemming, Delafields Gem. Eosin. Th oberer Rand des Thyreoidknorpels, B basaler, ganz von Fettzellen durchsetzter Teil der Epiglottis, FZ osmierte Fettzellen, FZ' am weitesten gegen die Spitze Sp reichende solche Zellen, QB Querbündel, PZ perichondraler Überzug der vorderen Fläche, EZ ihr Epithel, EL Epithel der laryngealen Fläche, G Gefässe. Vergr. ca. 28.

Fig. 4. Medianer Sagittalschnitt durch die Epiglottis eines vollkommen erwachsenen Katers. Zenkers Fl. Hämalaun-Eosin. F Fettzellgewebe, PZ dessen vordere Grenzschichte, PL hintere Grenzschichte, die gegen die Spitze zu zum Perichondrium werden, BZ Schichte von basophilem indifferentem Gewebe an der hinteren, BZ' an der vorderen Fläche, I Insel dieses Gewebes im Innern, K Knorpelinseln mit elastischem Zwischengewebe, BZS knorpelähnliches Gewebe, EL Epithel der hinteren, EZ der vorderen Fläche, M Fasern des M. glosso-epiglotticus, L Lymphknötchen, d Drüsenschlauch. Vergr. $13^1/_2$.

Fig. 5. Die eingeklammerte Stelle zwischen den beiden Strichen bei X der vorigen Figur bei 110facher Vergrösserung. PL perichondraler Überzug der dorsalen Fläche, PZ der ventralen, BZ basophile Zone unter dem Perichondrium, F Fettzellgewebe, bei f Fettgewebszellen im Perichondrium, bei a Entwickelungsstadium einer Fettzelle, bei b blasige Zellen, solche auch in der Gewebsinsel x. In der Gewebsinsel VK solche Zellen mit basophilen Kapseln. QB aus dem Perichondrium einstrahlende Bindegewebsbündel und elastischen Fasern, A Arterie.

Fig. 6. Die mit x bezeichnete Stelle aus der vorigen Figur bei 500facher Vergrösserung. a in Entwickelung begriffene blasige Zellen, b blasige Zellen mit deutlicher Kapsel, DG dichte, fast homogenisierte Grundsubstanz, FG faserignetzige Grundsubstanz, k Kerne verdämmernder Zellen, LK sog. Lochkern einer Fettzelle.

Fig. 7. Ein Knorpelkern aus der Spitze der Epiglottis des erwachsenen Katers; saures Orcein nach Pranter 48 Std. EI dichtes elastisches Netz in der interterritorialen Substanz, E elastische Fasern, welche in diese einstrahlen, VK vorknorpeliges Gewebe um den Knorpelkern. Vergr. 110.

Fig. 8. Randpartie eines Knorpelkerns aus der Spitze derselben Epiglottis. Zenkers Fl. Hämalaun-Eosin. Z retrahierte Knorpelzelle, H basophiler Zellhof, IT stark mit Eosin gefärbter, interterritorialer Zwickel (elastische Grundsubstanz) VZ verdämmernde Zellen, P periphere Partie, die den Charakter des Gewebes unterhalb des Perichondriums zeigt. Vergr. 500.

Fig. 9. Partie aus dem basalen Teil der Anlage des Epiglottisskeletes vom 14,5 cm langen Katzenembryo. Formalin, Delafields Gemisch — Eosin. IZ indifferente Zellen mit ästigem Körper, I spindelförmige Zellen, welche zur Bildung von Bindegewebsbündeln in Beziehung stehen, FZ Fettgewebszellen, G Gefässe im Querschnitt, GA im Längsschnitt, B rotes Blutscheibchen. Vergr. 500.

Fig. 10. Spitze der Epiglottis vom $2^1/_2$ monat. Kater, medianer Sagittalschnitt, Alkohol — Formalin, Ehrlichs saur. Hämatoxylin, Eosin. EL Epithel der hinteren, EZ der vorderen Fläche, PL sog. Perichondrium der hinteren Fläche, welches sich bei a auflöst, so dass Knorpelanlage und Schleimhaut nicht zu trennen sind, PZ Perichondrium der vorderen Fläche, welches sich an der Spitze s auflöst, VK Vorknorpelinseln, BZ indifferentes Gewebe, F Fettzellen. Vergr. 46.

Fig. 11. Eine Partie aus einem ähnlichen, aber verkehrt gelegten Epiglottisschnitt, etwa 3,5 cm vom freien Rande. P faserige Grenzschicht der vorderen, PL der hinteren Fläche, BZ basophile d. h. mit Hämatoxylin färbbare Zone nach innen von den Grenzschichten, bei BZ' und x inselförmig in das Innere vorspringend, F Fettgewebszellen a solche in der Entwickelung, QB Querbündel, G Blutgefässe. Vergr. 110.

Fig. 12. Die mit x bezeichnete Gewebsinsel aus der vorigen Figur bei 500facher Vergrösserung. BG mit Delafields Haematoxylingemisch blaugefärbte Grundsubstanz, k Kern einer verdämmernden Zelle, IZ indifferente Zellen, I Faserzelle, die mit den Querbündeln in Verbindung stehen. Bei BB Bindegewebsbündel, bei BB' ein stärkeres solches scheinbar mit einer Spindelzelle zusammenhängend, FZ Fettgewebszellen, bei a plurivakuoläre, bei a' univakuoläre Entwickelungsformen, LK sog. Lochkern einer Fettgewebszelle im Profil.

Fig. 13. Gewebsinseln von vorknorpeligem Aussehen aus demselben Epiglottisschnitt, BZ blasige Zellen, IT körnig-faserige interterritoriale Grundsubstanz, BB collagene Bündel, FZ Fettgewebszellen. Vergr. 500.

Fig. 14. Knorpelähnliches Gewebe, welches im Epiglottisskelet des Hundes zwischen die Knorpelrinde und das Fettgewebe im Innern eingeschaltet ist. Aus einem Sagittalschnitt durch die in Müllers Flüssigkeit erhärtete Epiglottis. Präparat von Prof. Dr. Hans Rabl, dem ich dafür auch hier bestens danke. E elastische Fasern, BZ blasige Zellen. Vergr. 500.

Aus dem histologischen Laboratorium zu Helsingfors.

Über die

MAGENSCHLEIMHAUT

von

CENTROPHORUS GRANULOSUS.

von

RUD. KOLSTER,
HELSINGFORS

Mit 15 Figuren auf den Tafeln 38/39.

Während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel erhielt ich durch das liebenswürdige Entgegenkommen der Herren Beamten unter anderem auch Gelegenheit von einem frisch gefangenen trächtigen Weibchen von Centrophorus granulosus mich interessierende Teile zu entnehmen. Der Embryo hatte eine Länge von 40 cm. Der Magendarmtractus desselben, ebenso wie Teile desselben vom Muttertier wurden in 10 % Formalinlösung konserviert. Kleinere Streifen vom selben Organ der Mutter ebenfalls in 90 % Alkohol.

Da ich zurzeit noch nicht in der Lage bin meine Resultate von dem ganzen mir verfügbaren Selachiermaterial dieses Organes in Zusammenhang zu veröffentlichen, ein Teil ist auch anderen zur Bearbeitung überlassen, die Bearbeitung des erwähnten aber einige auffallende Besonderheiten nachweisen liess, scheint mir eine kurze Wiedergabe des Beobachteten schon jetzt um so mehr angebracht, als meines Wissens eine histologische Untersuchung der Magenschleimhaut von Centrophorus granulosus bisher noch nicht publiziert worden ist.

Die von mir aus Bequemlichkeitsrücksichten gewählte Fixierung in 10 % Formalinlösung hat ihre Vor- und Nachteile. Als Vorteil hebe ich besonders das gute Erhalten der epithelialen Gebilde hervor, ebenso wie die Möglichkeit nach Verwendung derselben verschiedene Arten der gebräuchlichen Tinctionsmethoden anwenden zu können. Als Hauptnachteil dagegen

fällt es auf, dass die Drüsenzellen durch ungewöhnlich grosse Zwischenräume voneinander getrennt erscheinen, zuweilen auch aus ihrer eigentlichen Stellung ein wenig gelöst sind. Immerhin überwiegen doch die Vorteile die Nachteile.

Das mikrotomierte Material umfasst einen Streifen aus der Konvexität des Magens, welcher mit Teilen des Schlundes und des Ösophagus begann und noch die ersten Falten des Spiraldarmes erreichte. Da bei diesem Tier keine scharfe äussere Abgrenzung zwischen Fundusteil und Pylorusarm vorhanden ist, und der Scheitel der Magenknickung nicht besonders markiert wurde, kann ich nicht angeben, ob die später zu erwähnende Übergangszone zwischen Fundus- und Pylorusdrüsen genau mit demselben zusammenfällt. Beim Anfertigen der Schnitte wurde eine lückenlose Serie von Längsschnitten hergestellt, und den verschiedenen hierbei beobachteten Regionen später noch Querschnitte entnommen. Auch Flachschnitte wurden, wo sie von Interesse erschienen, verfertigt. Dagegen sah ich von vornherein von einem Feststellen des Oberflächenbildes ab.

Zur Tinction sind verschiedene Methoden benutzt worden. Besonders günstig erwiesen sich die von Hansen [1]) zusammengesetzten Eisenhämatoxylin- und Chromalaunhämatoxylinlacke, welche stark von einander abweichende, sich aber komplettierende Färbungen geben. Beide lassen sich mit verschiedenen Nachfärbungen kombinieren, wobei, wie stets von mir, protrahierte Färbungen mit schwachen Lösungen bevorzugt wurden. Allein in dieser Form ist z. B. mit Eosin eine Differenzierung zu erzielen, an welche die als Ersatzmittel empfohlene Chromotrophe bei weitem nicht heranreicht. Als Vorfärbung für Mucicarmin oder van Giesonsche Lösung ist der Eisenlack kaum zu übertreffen.

---

1) Hansen, Über Eisenhämatein, Chromalaunhämatein u. s. w. Zeitschrift f. wiss. Microscopie. Bd. XXII.

Fig. 1.



Fig. 2.

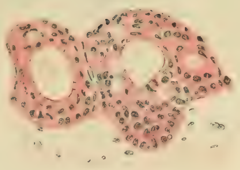


Fig. 9



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 3

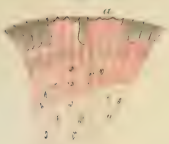


Fig. 4.



Fig. 5.

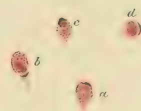


Fig. 12.



Fig. 13



Fig. 14.

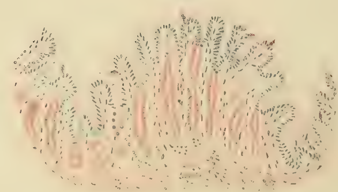


Fig. 8.



Fig. 6



Fig. 7.

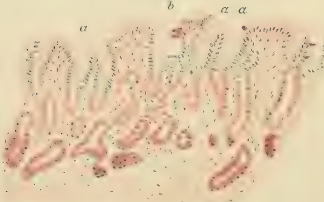
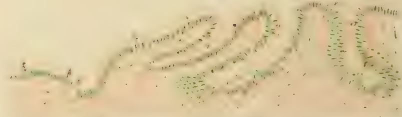


Fig. 15.



Soweit mir bekannt, ist ein successives Ausbleichen gewisser unbeständiger Anilinfarben bisher nicht systematisch versucht worden. Diese neue Methode hat mir besonders schöne und reine Bilder in gewissen Fällen ergeben (Fig. 9). Sie wird sich in anderen Fällen wohl auch mit Vorteil verwenden lassen. Hier habe ich besonders Thionin und Toluidinblau in dieser Weise benutzt. Zur kombinierten Granulafärbung ist von den bisher vorgeschlagenen für Schnitte wohl die Unna-Pappenheim'sche Methylgrün-Pyronin-Karbollösung die beste.

Ösophagus.

Die Schleimhaut ist hier mit einem vielschichtigen Plattenepithel überzogen, welches einer gleichförmig dichten Bindegewebslage aufliegt. Das basale Stratum cylindricum ist deutlich ausgebildet, über demselben verliert sich aber bald jede Regelmässigkeit der Zellenanordnung. Dieser Verlust hängt davon ab, dass einzelne Zellen sich in grössere, runde, mucinhaltige umzuwandeln beginnen, welche gegen die Oberfläche zu immer zahlreicher auftreten und schliesslich in ununterbrochener Lage diese begrenzen. Eine eigentliche basale Membran, welche das unterliegende Bindegewebe vom Epithel abgrenzte, liess sich in keiner Weise darstellen.

In nächster Nähe der Cardia finden sich in diesem Epithel mehrere, aufeinander folgende Einsenkungen oder Grübchen, von welchen die ersten den gleichen epithelialen Überzug besitzen. Die der Cardia näher liegenden verlieren dagegen die runden oder cubischen Schleimzellen, welche das umgebende Oberflächenepithel charakterisieren. Diese Einsenkungen besitzen sehr wechselnde Grössen, teils können sie eben auf die Bezeichnung Grübchen Anspruch machen, teils bilden sie grosse, verästelte Buchten, welche sich in die Umgebung vergraben und eine nur kleine Eingangsöffnung besitzen können. Vor dem Auf-

treten der eigentlichen Magenschleimhaut, welche zackenförmig beginnt, findet sich eine schmale tiefe Falte, welche jedoch den eigentlichen ösophagealen Überzug trägt.

Die eben erwähnten verästelten Buchten und Grübchen kleidet ein Epithel aus, welches mehrschichtig ist. Die unteren Lagen entsprechen vollständig denjenigen des Ösophagus, nur fehlen hier alle Andeutungen von den diesen auszeichnenden Schleimzellen. Die oberste Lage wird aber von einem Cylinderepithel gebildet, welches vollkommen dem Oberflächenepithel des Magens gleicht (Fig. 1).

Diese Zellen besitzen ein deutliches Oberende, welches teilweise mit Mucinfarbstoffen färbbar ist. Bei Anwendung von Eisenhämatoxylin und Eosin bleibt dasselbe dagegen hell. Zwischen diesen Zellen liegen aber andere, welche eigentlichen Becherzellen gleichzustellen sind. Der Inhalt des Bechers stellt sich als aus verschieden grossen Granulis zusammengesetzt dar, welche ausgesprochene acidophile Eigenschaften besitzen und bei Färbung mit Eosin oder Säurefuchsin eine leuchtend rote Färbung annehmen, wenn die Kernfärbung gut gewählt ist, Chromalaunhämatoxylin tingiert sie schmutzig blau, Mucicarmin lässt sie farblos.

An dem ebenfalls mehrschichtigen Plattenepithel des embryonalen Ösophagus war die Schleimzellenbildung noch in ihren ersten Anfängen (Fig. 2). Hier fehlte die kontinuierliche Oberflächenlage derselben eigentlich überall, nur in der Tiefe liess sich hin und wieder eine einzelne rundliche Schleimzelle nachweisen. Einsenkungen mit teilweise äusserem Belag von Epithelzellen cylindrischer Form traten stellenweise in der Nähe der Cardia auf. Indessen war derselbe in ganzer Ausdehnung noch nicht ausgebildet, so dass die Serie einer solchen Einsenkung teilweise mit Cylinder-, teilweise noch mit Plattenepithel überzogene Teile zeigte.

Gänzlich fehlen diesen Gruben noch die eben erwähnten Becherzellen mit acidophilen Granulis. Ebenso war das Oberende der cylindrischen Zellen nur stellenweise gleich deutlich, wie an den entsprechenden Teilen des Muttertieres.

Der Übergang von dem geschichteten Plattenepithel des Ösophagus zum Cylinderepithel des

Fundusdrüsenteiles

des Magens ist ein schroffer, und mit den ersten Cylinderepithelzellen treten die Drüsenschläuche dieses Abschnittes auf.

Das Oberflächenepithel besteht aus schmalen und hohen Cylinderzellen, welche in der Beschaffenheit ihres freien Endes recht grosse Unterschiede zeigen (Fig. 3). Meistens lässt sich an denselben ein grosses charakteristisches Oberende durch Mucinfarbstoffe darstellen, oft dagegen ist dasselbe jedoch nur eben angedeutet, wenn auch Übergangsstadien zeigen, dass es in Neubildung oder Regeneration sich befindet. Der basale Teil dieser Zellen besitzt eine starke Affinität für Eosin und Säurefuchsin.

Gar nicht selten sind jedoch grössere Epithelstrecken, wo keine einzige Zelle auch nur eine so geringe Andeutung eines Oberendes, wie bei a in Fig. 3 zeigt, sondern eine reine Eosin- oder Säurefuchsinfärbung das freie Ende der Zelle einnimmt.

In vielen der mit einem Oberende ausgerüsteten Epithelzellen ist dasselbe aus zwei verschieden tief, jedoch in gleicher Farbe, tingierten Teilen zusammengesetzt, von welchen der schmale äussere Teil die dunklere Färbung angenommen hat. Ein Prüfen des mucingefärbten Oberendes an dünnen Schnitten bei den stärksten Vergrösserungen ergiebt deutlich, dass hier Teile vorhanden sind, welche die Mucinfärbung nicht angenommen haben, dass also das Oberende nicht allein aus Mucin gebildet ist.

Das basale Ende der Zellen ist scharf abgeschnitten und besitzt oft einen seitlichen Fortsatz, welcher sich unter die angrenzende Zelle schiebt. Unterhalb der Zellen habe ich keine eigentliche Basalmembran darstellen können. Wohl lässt sich manchmal eine tiefere Färbung der äussersten Schicht des Bindegewebes der Tunica propria erzielen, dieselbe wechselt aber ihre Dicke durch Aufnahme oder Abgabe feiner Fäserchen und kann daher auf eine derartige Bezeichnung keinen Anspruch machen. Sehr hübsch tritt dieses an mit Trypsin verdauten Schnitten hervor.

Zwischen diesen Epithelzellen finden sich unregelmässig verteilt Becherzellen, welche denjenigen gleichen, die in den cylinderepithelbekleideten Vertiefungen des Ösophagus angetroffen wurden (Fig. 4). Diese Zellen besitzen für den Inhalt des eigentlichen Bechers ausgesprochen acidophile Eigenschaften welche besonders schön bei Verwendung von Eosin oder Säurefuchsin hervortreten. Wenngleich sie vielleicht nicht in jedem Interwall zwischen je zwei oder drei benachbarte Drüsenschläuche auftreten, sind sie immerhin doch so häufig in den Schnitten, dass dieses nicht ausgeschlossen wäre. Sie finden sich aber ausserdem noch in den Anfangsgrübchen der Drüsenschläuche, soweit diese mit Oberflächenepithel versehen sind (Fig. 6 u. 7).

Der Inhalt derselben nimmt Chromalaunhämatoxylin mit schmutzigblauer Farbe an, bleibt dagegen durch Eisenhämatoxylin ungefärbt. Dem entsprechen auch die bei Nachfärbung mit van Gieson'scher Lösung erhaltenen Resultate, mit ersterer Vorfärbung ein schmutzig brauner, mit dieser ein rein roter Farbton des Inhaltes. Gegen Mucincarmin verhalten sie sich vollständig refraktär.

In der Mehrzahl dieser Becherzellen, deren unteres protoplasmatisches Ende sich bald so verschmälert, dass nur sehr günstige Schnitte den Nachweis erlauben, dass sie ebenso lang

wie die nebenliegenden Epithelzellen sind, ist der Kern äusserst zusammengepresst, oft nur sichelförmig (Fig. 5b und d). Der Inhalt des Bechers besteht aus Granulis, welche, wie aus Fig. 4 und Fig. 5 hervorgeht, sehr verschieden gross sein können. Teilweise sind sie in derselben Becherzelle alle von gleicher Grösse (Fig. 4) und alsdann der Grösse nach auch wirkliche Granula. In anderen Zellen hat die Zahl derselben abgenommen, mit welcher Erscheinung in Zusammhang steht, dass grössere und grössere durch Zusammensintern kleiner Granula entstandene Klumpen auftreten (Fig. 5a, b und c). Als Endstadium muss die Form (Fig. 5d) betrachtet werden, welche einen einzigen homogenen roten Klumpen enthält, denn ausgestossene solche finden sich oft frei im Magenschleim an der Oberfläche und in den Drüsenausführgängen liegend, während kleinere Granula hier nie wahrgenommen werden.

An den Drüsen dieses Teiles sind vier Abschnitte unterscheidbar, wenn die Beschaffenheit der auskleidenden Zellen berücksichtigt wird (Fig. 7 und 8). Diese sind: 1. die Drüsengrube, 2. der Drüsenhals, 3. der Drüsenkörper und 4. der Drüsengrund.

Die Drüsengrube besitzt das gleiche Epithel wie die eigentliche Oberfläche, d. h. Cylinderzellen mit deutlichem Oberende und acidophile Becherzellen (Fig. 6, 7 und 8). Dieselben sind verhältnismässig lang und können oft ein Drittel der ganzen Drüsenschichtdicke ausmachen. Die acidophilen Becherzellen kommen sowohl vereinzelt, wie zahlreich in denselben vor, nur ausnahmsweise scheinen sie fehlen zu können. Oftmals liegen dieselben in der Tiefe der Grube und grenzen alsdann diese vom Halsteil der Drüse ab.

Verschieden ist das Verhalten der einzelnen Drüsengruben insofern als sie den Anfang eines einzigen Drüsenschlauches bilden können (Fig. 7a und 8), oder auch durch mehrere ihre weitere Fortsetzung finden (Fig. 7b). In solchen Fällen findet

sich aber zwischen den einzelnen Teilen eine niedrige mit Oberflächenepithel überzogene Scheidewand, so dass nur der äussere Teil der Grube in Wirklichkeit gemeinsam ist.

Gegen den Hals zu wird das mucinhaltige Oberende stets kleiner, so dass mit der Verengerung, welche den Halsteil kennzeichnet, von diesem jede Spur verschwunden ist. Die eigentlichen Halszellen unterscheiden sich weiter durch ihre Kernlagerung von dem die Grube auskleidenden Epithel. Im Bereich dieser stehen die Kerne senkrecht oder schräg auf die Oberfläche, während sie im Halsteil parallel mit derselben angeordnet sind. Da die Halszellen schmale und lange Zellen sind, liegen sie hier auch nahe beieinander, so dass dadurch schon dieser Teil bei schwachen Vergrösserungen in die Augen fällt.

Während diese beiden Teile stets senkrecht zur Oberfläche stehen, beginnt die Drüse mit Einsetzen des Körpers einen geschlängelten und infolgedessen wenigstens stellenweise schrägen Verlauf einzuschlagen, eine Erscheinung, welche im Grund noch weit ausgesprochener wird. Infolgedessen ist es Sache des Zufalls, wenn in Schnitten, welche senkrecht zur Oberfläche geführt sind, ein ganzer Drüsenschlauch fällt (Fig. 8). Meistens zeigen die Schnitte nur kurze Schlauchteile, wie Fig. 7, aus welchen die Schlauchform nur durch Rekonstruktion vollständig zu erschliessen ist. Aus einer Reihe derartiger Rekonstruktionen liess sich ersehen, dass die in Fig. 8 dargestellte Drüse auch in anderer Hinsicht zu den seltener vorkommenden zählt, indem die Verästelung derselben schon im Körperteil einsetzte. Für gewöhnlich bleibt hier noch die Teilung aus, während es beinahe als Regel bezeichnet werden darf, dass der als Drüsengrund bezeichnete Teil neben stärkerer Schlängelung auch eine Verzweigung besitzt. Zwei, drei und sogar vier Äste sind das am häufigsten Vorkommende.

Die Zellen, welche den von mir als Drüsenkörper bezeichneten Teil der Fundusdrüsen bilden, unterscheiden sich in mehr-

facher Hinsicht von den Halszellen. Die Form derselben ist nicht mehr schmal und langgestreckt, sondern cubisch, auch sind sie grösser als die Halszellen. Infolgedessen liegen die runden Kerne, welche bei weitem in Zweizahl vorkommen, hier viel weiter auseinander. Die Seite, welche gegen das hier beginnende grosse Lumen der Drüse gerichtet ist, zeigt eine abgerundete Form. Zwischen den einzelnen Zellen finden sich an meinen Präparaten grosse Interstitien, welche ich auf Einfluss der Formalinlösung zurückführe.

Am Protoplasma lassen sich zwei verschiedene Zonen unterscheiden. Der basale grössere Teil, welcher den oder die Kerne enthält, zeigt eine dichte feinkörnige Beschaffenheit. Der schmälere freie Rand ist viel lockerer gebaut und lässt eine Strichelung senkrecht zur Oberfläche wahrnehmen.

Granula habe ich in diesen Zellen nur äusserst sparsam nachweisen können und zwar eigentlich allein mit Eosin bei langer Färbung in verdünnter Lösung. Aber auch dann sind sie nur auf wenige Zellen dieser Region beschränkt. Wo sie vorhanden sind, liegen einige grössere um den Kern herum, während der übrige Teil der Zelle nur hin und wieder ein ganz kleines tingiertes Körnchen enthält.

Bei Anwendung von Thionin und Toluidinblau nehmen diese Zellen zuerst eine schwache diffuse Färbung an, welche sich aber durch Einwirkung des zum Ausbleichen benutzten Sonnenlichtes sehr bald gänzlich verliert, so dass nur der Kern noch die blaue Farbe behält (Fig. 9). Die Unna-Pappenheim'sche Methode dagegen kann manchmal einzelne Körnchen von gleicher Anordnung, wie in den Eosinpräparaten zu Tage fördern, jedoch gelingt dieses hier noch seltener (Fig. 10).

Hin und wieder findet sich zwischen den eigentlichen Drüsenkörperzellen eine einzelne Zelle, welche alle Kennzeichen der unten zu beschreibenden Grundzellen besitzt (Fig. 9a). In

Ausnahmefällen habe ich einzelne derartige Zellen sogar den Halszellen anliegend gefunden.

Die Grenze gegen die eigentlichen Grundzellen setzt nur sehr selten in ganzer Circumferenz des Drüsenschlauches gleichzeitig ein. Für gewöhnlich strecken sich die Körperzellen an der einen Seite des Schlauches tiefer gegen das blinde Ende als an der anderen. Auch eine zackenförmige Grenze, zwischen Körper und Grund einer Drüse wird beobachtet, ebenso wie dass in der Grenzregion einzelne versprengte Zellen beiderseits auftreten.

Die vollständige Verschiedenheit der Drüsengrundzellen von den eben beschriebenen Körperzellen fällt eigentlich bei allen benutzten Methoden sofort in die Augen (Fig. 7, 8, 9 und 10). Dieselbe ist nicht darauf zurückzuführen, dass das Drüsenlumen in dieser Region verschwindet oder wenigstens im Verhältnis zum Drüsenkörper bedeutend kleiner wird, die auskleidenden Zellen daher eine bedeutendere Grösse erreichen, sondern besonders auf die Beschaffenheit der eigentlichen Drüsenzellen. Wenn wir reine Kernfarbstoffe, wie Eisenhämatoxylin ausnehmen, so tingieren sich dieselben stets mit den angewandten Farben. Schon Chromalaunhämatoxylin giebt ihnen einen dunklen Ton und Thionin, Toluidinblau noch ausgesprochener, aber auch eigentliche Plasmafarbstoffe besitzen dieselbe Eigenschaft. Dieses beruht darauf, dass diese Zellen von Granulis ausgefüllt sind, welche verschiedene Affinitäten besitzen, teils basophil, teils acidophil sind (Fig. 10). Der Grösse nach wechseln dieselben, ein Teil gehört zu den grössten, welche mir je in Drüsenzellen vorgekommen sind. Dieselben sind insofern von Interesse, als sie oftmals sich bei alleiniger Verwendung eines acidophilen Farbstoffes, z. B. Eosin oder eines basophilen Farbstoffes wie Thionin oder Toluidinblau gleich scharf darstellen lassen (Fig. 8 und 9). Allein bei Verwendung von Combinationen tritt eine eigentliche elective Eigenschaft derselben, von ihrer Grösse ab-

hängend auf (Fig. 10). Die hier vorhandene intragranuläre Substanz ist durch Farbstoffe nur schwer darstellbar, tritt aber an Eisenhämatoxylinpräparaten immerhin in grauer Farbe hervor, da die Granula durch dieselben nicht tingiert werden. Letzteres ist allerdings nur insofern richtig als die Mitte der Körner ganz klar erscheint, ob ihnen nicht dennoch ein durch Eisenhämatoxylin schwach färbbarer Überzug zukommt, will ich dahingestellt lassen.

Am entsprechenden Teil des embryonalen Magens finden sich unter den Oberflächenepithelien einige wenige, welche den schon erwähnten Becherzellen mit acidophilen Granulis entsprechen (Fig. 11 und 12). In Bezug ihres Auftretens weichen sie von demjenigen am Muttertiere etwas ab. Sie finden sich nämlich nicht in den Drüsengruben. Die Granula sind stets in denselben von ungefähr gleicher Grösse.

Ausserdem sind aber zahlreichere andere Becherzellen auffindbar, welchen die Granulafüllung fehlt. Dadurch, dass es nicht gelungen ist mit den von mir verwandten Methoden den Inhalt der Becher stärker zu färben, erscheinen sie vielfach wie Lücken im Epithel, sind aber als wirkliche Becherzellen dadurch allein bestimmbar, dass einer jeden Lücke ein charakteristisch geformter Kern entspricht.

Zwischen diesen beiden Becherzellformen giebt es aber Übergangsstufen, indem sich helle Zellen nachweisen lassen, welche einzelne acidophile Granula enthalten (Fig. 13).

An den Drüsen dieser Region ist der Unterschied zwischen Körper- und Grundzellen nur teilweise angedeutet (Fig. 11). Die Mehrzahl der nur wenig gewundenen und meistens noch unverzweigten Schläuche zeigt nach den Halszellen nur einander sehr ähnliche Zellen, welche als den Körperzellen am ehesten vergleichbar bezeichnet werden müssen, da ihnen die grossen Körner fehlen. Einige wenige sind aber schon mit einem aus

2—4 Zellen bestehenden Grund versehen, wo sich diese Granula vorfinden (Fig. 11 a).

Am Magen des Muttertieres ändert sich die Beschaffenheit der Drüsen ungefähr zu Anfang des letzten Drittels von dem untersuchten Streifen und bezeichne ich daher diesen Teil als

Pylorusarm.

Das Oberflächenepithel desselben zeigt genau dasselbe Bild wie vorher, speciell die acidophilen Becherzellen sind mindestens ebenso häufig (Fig. 14 und 15).

Die schlauchförmigen verzweigten Drüsen, welche den vorhergehenden Abschnitt kennzeichneten, nehmen allmählich einen gestreckteren Verlauf an und auch die Endverzweigungen lassen sich immer seltener nachweisen. Gleichzeitig mit dieser Vereinfachung der Drüsenform verlieren sich die grobgekörnelten Grundzellen mehr und mehr um schliesslich gänzlich zu verschwinden (Fig. 14). Ausserdem werden die Schläuche immer kürzer.

Nach dieser Übergangszone finden sich nur verhältnismässig gerade, einfache Schläuche vor, an welchen nur drei Abschnitte unterscheidbar sind: die Drüsengrube, der Drüsenhals und der Drüsenkörper. Diese drei Teile lassen sich in keiner Weise von den entsprechenden der Fundusregion unterscheiden. Speciell fallen alle tinktoriellen Reaktionen genau in gleicher Weise wie früher aus.

Gegen den Pylorus zu werden diese vereinfachten Drüsen allmählich seltener. Die Zwischenräume, welche zu Anfang des Pylorusarmes nur sehr schmal waren, werden breiter. Auch an den Drüsen lässt sich eine hiermit ungefähr Schritt haltende Veränderung nachweisen, indem ihr Körperteil immer geringer wird. Schliesslich verschwinden die Schläuche gänzlich.

Anstatt ihrer treten nun eine kurze Strecke hindurch unregelmässige Falten an der Mucosa auf (Fig. 15), welche den Übergang zum eigentlichen Darm vermitteln. Die drüsenlose Partie des Pylorusarmes ist nur um ein Unbedeutendes kürzer, als diejenige mit den vereinfachten Drüsen. Hier finden sich im Oberflächenepithel die schon mehrfach erwähnten acidophilen Becherzellen in grosser Anzahl (Fig. 15).

Am embryonalen Magen liess sich schon äusserlich der Pylorusarm deutlich abgrenzen, indem derselbe aus einem bei der Abknickung einsetzenden, um vieles schmäleren Rohr bestand, während der Fundusteil eine viel bedeutendere Weite besass. Der Pylorusarm war nur ein wenig kürzer als der Fundusteil.

Die Drüsen, welche die Knickung austapezierten, zeigten die gleiche Form wie weiter oben im Fundus, nur fehlten hier gänzlich grobgekörnte Zellen. In den eigentlichen schmalen Arm streckten sie sich aber kaum herein. Hier liessen sich nur einzelne, durch recht grosse Abstände getrennte, röhrenförmige Einsenkungen beobachten, welche mit den Drüsengruben der vorhergehenden Abschnitte übereinstimmten und nur äusserst selten am unteren Ende eine oder wenige Zellen zeigten, welche den eigentlichen früheren Drüsenzellen in ihren Eigenschaften nahe standen. Der weitaus grösste Teil des Pylorusarmes zeigte nur grobe, längsverlaufende Falten, welche von einem hohen Cylinderepithel bedeckt waren, zwischen welchen zahlreiche helle Becherzellen auffielen.

Von den eben dargelegten Beobachtungen erregen ohne Zweifel die acidophil granulierten Becherzellen im Oberflächenepithel das meiste Interesse. Wenn, wie es mir scheint, der Einwand zurückgewiesen werden kann, dass diese Zellen parasitär inficiert wären, so haben wir in Centrophorus granulosus eine

wirkliche Ausnahme von der sonst für die Vertebraten allgemein gültigen Regel, dass das Oberflächenepithel des Magens aus einer einzigen Epithelzellenart gebildet wird.

Die bisher allein bekannte Abweichung von dieser Regel ist von Oppel[1]) beschrieben worden und bezieht sich auf Lophius piscatorius. Nach Oppels Angaben, welche ich auf Grund eigener Präparate bestätigen kann, fehlen den Magendrüsen dieses Teleostiers die Halszellen, während in der Umgebung der Drüsenmündungen zahlreiche, grosse, unzweifelhafte Becherzellen im Epithel vorhanden sind. Dieselben gaben mir teilweise eine deutliche Mucinreaktion, welche aber an der Mehrzahl nicht zu erzielen war. Von diesen Zellen nimmt Oppel an, dass sie versprengte Halszellen wären und die Ausnahme von der erwähnten Regel also mehr scheinbar wäre.

Für Centrophorus granulosus kann eine solche Erklärung aber nicht herangezogen werden, weil hier deutliche Halszellen vorhanden sind und weiter aus dem Grunde, dass sie auch in den Regionen auftreten, wo keine Drüsen ausgebildet sind. Sie liessen sich ja in der Übergangszone zwischen Ösophagus und Magen vor Anfang des drüsigen Teiles nachweisen, ebenso wie am Ende des Pylorusarmes nach Verschwinden der Drüsenschläuche. (Fig. 1 u. 15.)

Von Parasiten, welche eine Verwechselung verursachen könnten, kommen wohl nur Coccidien in Betracht. Über den Lebenslauf derselben schreibt Hofer[2]):

„Die Coccidien besitzen einen meist eiförmig oder kugelig gestalteten und von einer feinen Membran umgebenen Körper, welcher im erwachsenen Stadium stets unbeweglich ist. Sie leben während ihrer vegetativen Periode dauernd in den Zellen ihrer

[1]) Oppel, Lehrbuch der vergl. microscopischen Anatomie. Bd. I. Der Magen. 1896.

[2]) Hofer, Handbuch der Fischkrankheiten. 1904.

Wirte und zwar mit Vorliebe in Epithelzellen, aus denen sie erst nach dem Absterben derselben herausfallen. In diese Zellen dringen die Coccidien in Gestalt ihrer jungen, meist sichelförmig gestalteten Keimlinge — Sporozoiten — ein und wachsen hier heran, indem sie sich sehr bald in ihre eiförmige oder kugelige definitive Form umwandeln. Nach weiterem Wachstum zerfällt dann ihr Körper in eine wechselnde Zahl von Keimlingen, wobei aber ein Teil des Körpers als sogen. Restkörper übrig bleibt. Nach der Teilung wandern die Sporozoiten aus den Wirtszellen aus, um neue Zellen zu inficieren. —

Dieser multiplikative Fortpflanzungsprozess erschöpft sich indessen nach einer Reihe von Teilungen, um der propagativen Fortpflanzung vermittelst Sporen Platz zu machen. Der letzteren geht eine Befruchtung voraus, indem grosse Keimlinge, Makrogameten mit kleineren oder Mikrogameten verschmelzen und indem das Verschmelzungsprodukt, welches man Oocyste nennt, sich mit einer festen Membran oder Cyste umgiebt. In diesem eingekapselten Zustande wird die Oocyste meist mit dem Kot der Wirte entleert und macht somit ihre weitere Entwickelung ausserhalb derselben durch.“

Wie aus der Beschreibung, soweit dieselbe den intracellulären Entwickelungsgang berührt, hervorgeht, kommt im Lebenslauf der Coccidien wirklich ein Stadium vor, welches eine Verwechselung mit den granulagefüllten Becherzellen möglich machen könnte. Dieses wäre das Sporozoiten enthaltende Stadium. Aber abgesehen davon, dass diese Stadien dennoch ein abweichendes Bild darbieten, wie man sich eigentlich an jedem Darm unserer einheimischen Fische überzeugen kann, spricht noch folgendes gegen eine derartige Deutung dieser Zellen.

Die Sporozoiten dringen in eine gewöhnliche Epithelzelle ein und als Schluss ihrer Entwickelung daselbst tritt die sporozoitengefüllte Kapsel auf, welche sich entleert. Bei dem untersuchten Magen des Muttertieres entsprachen dagegen die Zellen

mit kleinen gleichgrossen Granulis einem mittleren Stadium, auf dasselbe folgte eine Periode, in welcher sich dieselben zusammenballten (Fig. 5), und erst nach Bildung eines einzigen grossen Klumpens oder Tropfens trat eine Entleerung der Zelle ein.

Von allergrösstem Einfluss auf die Beurteilung dieser Zellen ist aber, dass dieselben ebenfalls bei dem Embryo auftraten und dass sich hier ein Einblick in ihre Entwickelung gewinnen liess. Dieselbe geht von typischen Becherzellen aus (Fig. 13), welche bei den von mir gebrauchten Methoden einen ungefärbten Inhalt zeigen; allmählich traten in denselben feine acidophile faserähnliche Gebilde und vereinzelte Granulis auf, welche letztere schliesslich den überwiegenden Inhalt derselben bilden (Fig. 12). Es ist nun wohl nicht ganz leicht anzunehmen, dass beim Embryo, der den mütterlichen Behälter noch nicht verlassen hat, eine Infektion des Darmes vorliegen sollte.

Auf Grund des Angeführten möchte ich daher annehmen, dass diese von mir gefundenen Zellen nicht parasitär sind.

Von den übrigen Beobachtungen verdienen weiter die Drüsen eine kurze Besprechung. Im allgemeinen erhält man bei Durchsicht des über die Fundusdrüsen der Selachier Veröffentlichten den Eindruck, als ob die eigentlichen sekretorischen Zellen der Drüsen, von dem Halsteil zum Grund gerechnet, als einer und derselben Art aufgefasst würden. Dieser Standpunkt wurde noch von Yung[1]) für Scyllium vertreten. Für Centrophorus granulosus ist eine solche Ansicht aber nicht richtig.

Aus den Fig. 7, 8, 9, 10 und 11 geht mit voller Deutlichkeit hervor, dass hier zwei gänzlich verschiedene Zellen vorhanden sind, welche auch verschiedene Teile der Drüsen einnehmen. Ich habe diese Teile, vielleicht nicht ganz glücklich, als Körper und Grund oben unterschieden.

[1]) Yung, Recherches sur la digestion des poissons. Arch. d. Zoologie expérimentale et générale. S. III. T. VII. 1899.

Die Zellen, welche den als Körper bezeichneten Teil bilden, entbehren eigentlich vollständig der isolierten Granulis bei den von mir verwandten Methoden, während solche dagegen die Grundzellen füllen und hier sogar eine beträchtliche Grösse erreichen.

Für Raja asterias ist bei Oppel[1]) ebenfalls ein Unterschied in ähnlicher Weise beobachtet worden und finde ich denselben auch an eigenen Präparaten. Hier werden aber die granulafreien Zellen als ungewöhnlich reichlich vorhandene Halszellen betrachtet, eine Ansicht, welcher ich hier noch nicht näher treten kann. Jedenfalls darf diese Auffassung nicht auf Centrophorus übertragen werden, da hier ein deutlich abgegrenzter Halsteil vorhanden ist, dessen Zellen sich leicht von den Körperzellen unterscheiden lassen.

Die grossen granulaerfüllten Grundzellen wurden schon von Edinger[2]) beobachtet.

Im Magen des Embryo waren dieselben eben erst im Begriff, sich zu differenzieren und fanden sich nur vereinzelt mehr im cardialen Teile vor, fehlten aber in der Nähe des Pylorusarmes noch, wo überhaupt die Drüsenbildung noch im Werden war.

Auch beim Pylorusarm der Muttertiere fehlten die granulagefüllten Grundzellen vollständig (Fig. 14).

Der Umstand, dass hier die Drüsen, welche sich sonst nicht von den Fundusdrüsen unterscheiden, allmählich gegen den Pylorus zu immer kürzer wurden und in weiteren Abständen voneinander standen und schliesslich gänzlich aufhörten (Fig. 15), fordert eigentlich direkt einen Vergleich mit den Verhältnissen am embryonalen Magen heraus, wo die ent-

---

[1]) Oppel, l. c.

[2]) Edinger, Über die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres. Arch. für mikroskop. Anatomie. Bd. 13. 1876.

sprechende Region nur noch einen Teil des eigentlichen Fundusdrüsenteiles mit einnahm, in welchem die Drüsenausbildung vom cardialen Teil vorschreitend sich ihrer Endform näherte.

In beiden Fällen erscheinen die am meisten dem Pylorus genäherten Drüsengruppen in gleicher Weise als nicht vollständig ausgebildet und findet vielleicht daher das kurze drüsenlose Endstück am ausgewachsenen Tier seine Erklärung darin, dass die Drüsenbildung noch bei Centrophorus so langsam fortschreitet, dass dieses noch nicht in dessen Bereich mit eingezogen wird.

In Übereinstimmung mit dieser Anschauung möchte ich die Pylorusschläuche als auf einem früheren Entwickelungsstadium stehen gebliebene Magendrüsen auffassen.

Helsingfors, im November 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 38/39.

Fig. 1. Epithel aus einer Grube des Ösophagus vom ausgewachsenen Tier. Hansens Eisenhämatoxylin-Eosin. Leitz Obj. 7, Oc. 0.

Fig. 2. Epithel des Ösophagus vom Embryo aus der Nähe der Cardia. Hansens Chromalaun-Hämatoxylin-Eosin. Leitz Obj. 7, Oc. 0.

Fig. 3. Magenepithel des ausgewachsenen Tieres. Hansens Chromalaun Hämatoxylin-Eosin. Leitz Obj. 7, Oc. 0.

Fig. 4. Magenepithel eines Intervalles zwischen zwei Fundusdrüsen des ausgewachsenen Tieres. Hansens Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Leitz Obj. 7, Oc. 0.

Fig. 5. Einzelne accidophile Becherzellen aus dem Magenepithel des ausgewachsenen Tieres. Hansens Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Leitz Obj 7, Oc. 0.

Fig. 6. Drüsengrube aus dem Fundusteile des ausgewachsenen Tieres. Hansens Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Leitz Obj. 7, Oc. 0.

Fig. 7. Schnitt durch den Fundusteil des ausgewachsenen Tieres. Hansens Eisenhämatoxylin-Eosin. Leitz Obj. 3, Oc. 4.

Fig. 8. Einzelne Fundusdrüse des ausgewachsenen Tieres. Hansens Chromalaun-Hämatoxylin-Eosin. a) Drüsengrube, b) Halszellen, c) Körperzellen, d) Grundzellen. Leitz Obj. 5, Oc. 0.

Fig. 9. Teil einer Fundusdrüse des ausgewachsenen Tieres. Ausgebleichtes Toluidinblaupräparat. a) versprengte Grundzelle. Leitz Obj. 8 Oc. 2.

Fig. 10. Teil einer Fundusdrüse des ausgewachsenen Tieres. Unna-Pappenheims Methylgrün-Pyronin-Karbolsäure. Leitz Obj. 8, Oc. 2.

Fig. 11. Schnitt durch den cardialen Fundusteil des Embryos. Hansens Eisenhämatoxylin-Eosin. a) ausgebildete Grundzellen. Leitz Obj. 3, Oc. 4.

Fig. 12 u. 13. Magenepithel eines Intervalles zwischen zwei Fundusdrüsen des Embryos. Hansens Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Leitz Obj. 8, Oc. 1.

Fig. 14. Schnitt durch die Pylorusdrüsengegend des ausgewachsenen Tieres. Hansens Eisenhämatoxylin-Eosin. Leitz Obj. 3, Oc. 4.

Fig. 15. Schnitt aus dem Ende des Pylorusarmes des ausgewachsenen Tieres. Biondi-Heidenhain-Präparat. Leitz Obj. 3, Oc. 4.

Aus dem anatomischen Institut zu Göttingen.

DIE
EPIPHYSE AM PROXIMALEN ENDE DES OS METATARSALE V
NEBST
BEMERKUNGEN ZUR CALCANEUSEPIPHYSE.

VON

A. KIRCHNER,
GÖTTINGEN.

Mit 12 Abbildungen im Texte.

In einer früheren Arbeit[1]) habe ich nachzuweisen gesucht, dass beim Gehen die Fusssohle in der Weise aufgesetzt wird, dass nach Beendigung des Drehens um die Ferse zunächst der laterale Fussrand den Boden berührt und bei seinem Auftreffen auf den Boden ausser auf das Tuber calcanei und das Capitulum metatars. V sich kräftig auf die Tuberositas metatars. V stützt.

Da die Calcaneusepiphyse sich gerade an der Stelle bildet, mit welcher der Fuss nach Beendigung der Vorwärtsschwingung des Beines beim Gehen auf den Boden aufgesetzt wird, an einer Stelle also, welche bei diesem Aufsetzen und während des nachfolgenden Drehens um die Ferse einen erheblichen Druck erleidet, so lag der Gedanke nahe, ob nicht auch an der Tuberositas metat. V entsprechend ihrer ähnlichen, wenn auch weit schwächeren Beanspruchung beim Aufsetzen der Fusssohle regelmässig oder wenigstens häufig eine Epiphyse vorkäme.

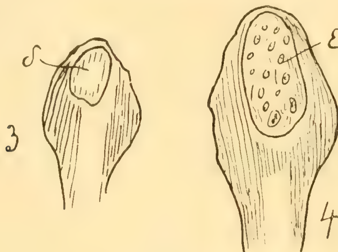
In den Lehr- und Handbüchern der Anatomie, soweit ich dieselben einsehen konnte, fand ich über eine Epiphyse an der Tuberositas m. V nichts. Indes hat bereits im Jahre 1885 Wenzel Gruber eingehend über ein häufigeres Vorkommen einer Epiphyse an dieser Stelle berichtet. Ich lasse seinen Be-

---

[1]) A. Kirchner, Wie wird beim Gehen die Fusssohle aufgesetzt. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abteil. 1906.

richt unter Beifügung seiner Abbildungen (Fig. 1) zunächst hier folgen [1]).

„Unter 124 Metatarsalia V von Subjekten vom 10. Lebensjahre bis in das Alter der Pubertät aufwärts, bei welchen allen die Epiphyse am distalen Ende vom Körper des Knochens noch getrennt war, wurden 18 gefunden, welche diese Epiphyse entweder besessen haben oder noch besitzen. An 9 derselben (Fig. 4) sind nämlich untrügliche Kennzeichen an der seitlichen, mit Höckern und Gruben versehenen, wie durchlöchert aus-



Pig. 2.
Nach Gruber.

sehenden Fläche (ε) der Tuberositas vorhanden, die zur Annahme berechtigen, dass eine Epiphyse daselbst gesessen habe, aber abgefallen sei. An 9 anderen aber (Fig. 3) ist die Epiphyse (δ) an der Tuberositas noch aufsitzend zu sehen und zwar mit dieser schon in verschiedenem Grade verwachsen oder von ihr noch völlig isoliert. Die Stelle des Sitzes der Epiphyse befindet sich am äusseren (lateralen) Umfange der Tuberositas, an und vor deren Spitze. Dieselbe zeigt sich als eine sagittal-ovale, mit Höckern und Löchern versehene, wie siebförmig durch-

1) W. Grube, Anatom. Not. Nr. 211. Auftreten der Tuberositas des Os metatarsale V sowohl als persistierende Epiphyse, als auch mit einer an ihrem äusseren Umfange aufsitzenden persistierenden Epiphyse Virchows Archiv. Bd. 99. (1885).

löcherte, unebene Fläche (ε), welche nach dem verschiedenen Alter der Subjekte von 0,9—2 cm sagittaler Länge und 5—9 mm, ja selbst bis 1,3 cm vertikaler Breite variiert. Die Epiphyse (δ) hat die Gestalt eines nach dem Längsdurchmesser halbierten, ovalen oder elliptischen Körpers, dessen Schnittfläche etwas konkav ist, somit die Gestalt eines kahnförmigen Knochenstückes, welches seine Pole vor- und rückwärts und seine Verbindungsfläche einwärts kehrt und zur Ergänzung der Tuberositas an deren lateralem Umfange, nach vorn von ihrer Spitze, mehr oder weniger beiträgt. Die freie laterale Fläche ist konvex, die Verbindungsfläche etwas konkav, höckerig und grubig. Ihre Pole sind abgerundet. Ihre Länge in sagittaler Richtung variiert von 0,9—1,8 cm, ihre Breite in vertikaler von 7—10 mm und selbst bis 1,3 cm; ihre Dicke in transversaler Richtung von 2—6—7 mm."

Gruber kommt zu dem Ergebnis, dass bei Subjekten vom 10. Lebensjahre aufwärts bis in das Alter der Pubertät in 14,4% an der Tuberositas des Metatarsale V eine an deren seitlichem Umfange aufsitzende Epiphyse vorkommt.

Die Röntgenära hat unsere Kenntnis von dieser Epiphyse bislang nur wenig gefördert. Soweit mir die Litteratur bekannt ist, hat nur Lilienfeld[1]) erst kürzlich sie auf dem Röntgenbilde gesehen. Er sagt in Erwähnung der Beobachtungen von Gruber[2]): „Den ersten Fall der wandständigen Apophyse habe ich selbst einigemal beobachtet, aber stets doppelseitig und gebe in Fig. 6 eine Abbildung davon. Sie liegt parallel der Längsachse des Metatarsus und sitzt als spangenförmiges Gebilde der

1) Lilienfeld, Die Brüche der Tuberositas ossis metatarsi V und des Processus posticus tali und ihre Beziehungen zum Os Vesalianum und trigonum. Arch. f. klin. Chir. 78. Bd. 4. H. (1906).

2) Die Beschreibung der am äusseren Umfange der Tuberositas oss. V aufsitzenden Epiphyse ist nicht in der Arbeit W. Grubers aus dem Jahre 1875, wie Lilienfeld anführt, sondern in der oben genannten Arbeit aus dem Jahre 1885 enthalten.

Tuberositas, die im übrigen gut ausgebildet ist, seitlich auf. Diese Epiphyse ist wie alle anderen bis jetzt nur vor der Pubertät beobachtet worden, etwa vom 15.—18. Lebensjahr, und soll nach Gruber in 4 % der Fälle auftreten." Letzteres stimmt mit der eben erwähnten Angabe Grubers nicht überein.

Die Figur 6 bei Lilienfeld stammt von einem 16 jährigen Individuum. Ausser in dieser Figur findet sich die Epiphyse in Fig. 2 (bei Lilienfeld) von einem 15 jährigen Individuum, bei welchem gleichzeitig eine Querfraktur der Tuberositas vorhanden ist. Diese Figur zeigt deutlich, dass die Epiphyse nicht regelmässig nach Grubers Beschreibung nur dem seitlichen Umfange der Tuberositas aufsitzt, sondern die ganze Tuberositas begreifen kann, den ganzen Abschnitt des proximalen Endes des Metatarsale V, welcher das Cuboideum bezw. das Gelenk zwischen diesem und dem M. V seitwärts überragt. Es ist bemerkenswert, dass der einzige Frakturfall Lilienfelds, welcher im Pubertätsalter steht, auch die Epiphyse am proximalen Ende des M. V auf das deutlichste zeigt.

Im hiesigen anatomischen Institut befinden sich 6 Metatarsalia V, an denen entweder verknöcherte, aber noch nicht verschmolzene distale Epiphysen vorhanden sind oder vorhanden gewesen und abgefallen sind. An allen diesen M. V sind entweder Tuberositasepiphysen vorhanden oder vorhanden gewesen und abgefallen. Ich lasse ihre Beschreibung kurz folgen [1].

[1]) Bei der Seitenbezeichnung des Metatarsale V besteht eine gewisse Schwierigkeit, die durch die Wölbung des Fussrückens bedingt ist. Ich folge der Bezeichnung Henles (Handb. d. Knochenlehre 1871. S. 308), welcher die breiten Seiten des Schaftes als mediale und laterale, die Schmalseite als Rückenfläche bezeichnet und der Basis dieselben drei Seiten zuschreibt. Allerdings sind, namentlich ausgesprochen an der Basis, die laterale Seite zugleich Fussrückenseite, die mediale Fusssohlenseite, gleichwohl empfiehlt es sich nicht diese Seiten als dorsale und plantare zu bezeichnen, da mit diesen Bezeichnungen in der Regel die Vorstellung von einer Richtung etwa senkrecht zur mediolateralen (beim aufstehenden Fusse horizontalen) Richtungsebene verbunden wird, also beim aufstehenden Fusse auf- und abwärts. Die breiten

1. Gleich das erste Präparat (Nr. 1733 der hiesigen Sammlung), welches mir aufstiess, zeigte eine Epiphyse, welche die ganze Tuberositas umfasst. Es ist ein linksseitiges Metatarsale V (Fig. 2 und 3), misst in ganzer Länge, einschliesslich distale Epiphyse, plantar (Tuberositas-Seite) 6,6 cm, dorsal 5,3 cm. Die distale Epiphyse ist noch nicht verschmolzen. Die proximale Epiphyse sitzt fest an dem Hauptstück und nimmt denjenigen Knochenabschnitt ein, welcher der Tuberositas entspricht. Sie hat etwa die Gestalt eines von der Spitze zur Basis halbierten Kegels; die Spitze dieser Kegelhälfte ist distal, die Basis proximal gerichtet, die platte Seite der Kegelhälfte liegt dem Hauptstück des M. V an der Plantarseite seines Basalteiles an, das proximale breite Ende der platten Seite gerade am plantaren Ende der tarsalen Gelenkfläche, so dass also der ganze Knochenabschnitt des M. V, welcher die Gelenkverbindung mit dem Cuboides seitlich (plantarwärts) überragt, der Epiphyse angehört. Die Epiphysenfläche des M. V verläuft bei Vertikalstellung der lateralen Knochenfläche schräg von proximal dorsal nach distal plantar, und zwar mehr der Knochenlängsrichtung sich nähernd.

Seiten des Schaftes und Basalteiles des M. V sehen beim normalen gewöhnlich aufstehenden Fusse mindestens ebenso sehr nach medial und lateral als nach dorsal und plantar (auf- und abwärts), beim Aufsetzen des Fusses beim Gehen auf den lateralen Fussrand aber ausgesprochen nach medial und lateral und die Tuberositas, auf welche sich der Fuss bei diesem Aufsetzen stützt, vorwiegend plantar (abwärts). Auch beim mit der ganzen Fusssohle aufstehenden normalen Fusse ist die Tuberositas nie ausgesprochen lateralwärts, sondern stark plantar gerichtet. Ich bezeichne daher, wegen dieser typischen Beanspruchung beim Aufsetzen des Fusses, die Epiphysenseite der Tuberositas als plantar und die beiden breiten Seiten des Basalteils als lateral und medial, zumal diese Bezeichnung auch für das Verständnis der Architektur des M. V mir erforderlich erscheint. Keinesfalls darf das M. V, losgelöst aus der Verbindung mit den übrigen Fussknochen, glatt aufgelegt beschrieben werden, wie dies wohl vielfach geschehen ist. So bekommt man von der Stellung des M. V in seiner Verbindung mit den übrigen Knochen eine falsche Vorstellung. Ich möchte besonders darauf hinweisen, dass die von mir gewählte Seitenbezeichnung des M. V mit der Grubers nicht übereinstimmt.

Die grösste Länge der Epiphyse beträgt fast 1 cm, die grösste Breite an der tarsalen Gelenkfläche 7 mm, die grösste Dicke (Höhe) am proximalen Ende 5 mm. Ich bemerke, dass die tarsale Gelenkfläche in vertikaler Richtung 1,4 cm misst, das ganze proximale Knochenende einschliesslich Epiphyse in vertikaler Richtung also 1,9 cm. Die proximale Endfläche der Epiphyse



Fig. 2.

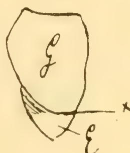


Fig. 3.



Fig. 4.

Fig. 2 laterale, Fig. 3 tarsale Seite. E Epiphyse. × Plantare Grenze der tarsalen Gelenkfläche (G).

Linkes Metatarsale V, von der medialen Seite. G Tarsale Gelenkfläche. E Epiphyse.

liegt, wie Fig. 2 zeigt, genau in der Ebene der tarsalen Gelenkfläche, die Epiphyse springt also fersenwärts über diese Gelenkfläche nicht vor. Die Epiphyse ist bereits verschmolzen an ihrem distalen Ende und an ihrem proximalen Ende, wo sie sich an das plantare Ende der tarsalen Gelenkfläche anlegt, fast verschmolzen an der medialen Knochenfläche, vollständig getrennt dagegen an der lateralen Knochenfläche. Ein besonders grosses Foramen nutritium findet sich in der Epiphyse lateralwärts dicht abwärts der Mitte der Grenzlinie gegen das Haupt-

stück, weitere kleinere Foramina nutritia finden sich im breiten proximalen Ende der Epiphyse.

2. Nr. 1201 der hiesigen Sammlung: zwei Metatarsalia V, ein linkes und ein rechtes, einem und demselben Individuum angehörig, an beiden distale Epiphyse noch nicht verschmolzen. Länge einschl. distale Epiphyse an der Plantarseite je 5,7 cm. Die proximale Epiphyse entspricht an beiden Metatarsalien ganz der Beschreibung und Abbildung Grubers. Die Epiphyse nimmt hier nicht die ganze Tuberositas ein, sondern liegt nur deren plantarer Seite auf und reicht an beiden Metatarsalien bis zur Spitze der Tuberositas.

a) Linkes Metat. Tarsale Gelenkfläche stark gewölbt, misst in vertikaler Richtung 1,4 cm, in transversaler Richtung grösste Breite 1,1 cm. Die Tuberositas — ohne Epiphyse — überragt die tarsale Gelenkfläche plantarwärts um 3 mm. Die proximale Endfläche der Tuberositas liegt nicht in der Ebene der tarsalen Gelenkfläche, sondern krümmt sich am plantaren Ende der letzteren ein wenig distalwärts, bleibt also von jener Ebene in distaler Richtung ein wenig entfernt (Fig. 4). Die Epiphyse misst in grösster Länge 1,1 cm, in grösster Breite 7,5 mm, ihre grösste Dicke beträgt 5 mm. Auf der lateralen Seite ist die Epiphyse fast ganz verschmolzen, auf der medialen Seite und am proximalen Ende noch nicht. An der medialen Seite der Epiphyse nahe ihrem proximalen Ende finden sich zwei Foramina nutritia.

b) Rechtes Metat. Tuberositas und proximale Epiphyse im ganzen wie links, nur ist die Epiphyse etwas kürzer und breiter. Sie misst in der Längsrichtung 9,5 mm, in grösster Breite 8 mm, ihre grösste Dicke beträgt 5 mm. Die Epiphyse sitzt fest, ist aber noch an keiner Seite vollständig verschmolzen, am breitesten ist die Trennungsfurche am proximalen Ende, letzteres ist etwas eingekerbt.

3. Nr. 1202, d. h. S.: zwei Metatarsalia V von demselben Individuum. Die distalen Epiphysen fehlen. Die proximalen Epiphysen sind schon verschmolzen, ihr Umfang ist aber noch zu erkennen, namentlich am linken Metat. a) Linkes Metat., 5,3 cm lang (ohne distale Epiphyse). Form der Tuberositas, Gestalt und Sitz der proximalen Epiphyse entsprechend 2. Masse der Epiphyse: Länge 1,3 cm, Breite 9 mm, Dicke 4 mm. b) Rechtes Metat., 5,5 cm lang. Epiphyse weniger scharf umgrenzt, auf der lateralen Seite Verschmelzungsstelle undeutlich. Form der Tuberositas, Sitz der Epiphyse wie links. Masse der Epiphyse: 1,3 cm, 8—4 mm.

An den zugehörigen Calcanei waren die Epiphysen noch fast vollständig getrennt. Die Epiphyse am proximalen Ende des Metatarsale V kann also früher verschmelzen als die Calcaneus-Epiphyse.

4. Zierliches linkes Metatarsale V aus einem Reihengrabe des Dorfes Grone bei Göttingen. Die distale Epiphyse fehlt, ebenso auch die proximale, diese ist aber augenscheinlich vorhanden gewesen, es findet sich an der Tuberositas eine Epiphysen-Verbindungsfläche entsprechend der von Gruber beschriebenen mit entsprechendem Sitz. Die Länge des Knochens (ohne distale Epiphyse) beträgt 5,1 cm. Die tarsale Gelenkfläche misst in vertikaler Richtung 1,2 cm, in transversaler (grösste Breite) 1 cm. Die Tuberositas überragt die tarsale Gelenkfläche plantarwärts um 3 mm und gleichzeitig die Ebene dieser Gelenkfläche fersenwärts um kaum 1 mm. An der Plantarseite der Tuberositas im Bereich einer etwa elliptischen Fläche von 6 mm Durchmesser in der Knochenlängsrichtung und 5 mm Durchmesser in transversaler Richtung zeigt die Knochenoberfläche Unebenheiten in Gestalt von quer-(transversal-)stehenden Riffen. Diese unebene Knochenoberfläche reicht nicht ganz bis zum proximalen Ende der Tuberositas.

Diese Befunde zeigen im ganzen eine Übereinstimmung mit

denen Grubers, nur müssen seine Schlussfolgerungen hinsichtlich des Umfanges und Sitzes der Epiphyse dahin erweitert werden, dass diese die ganze Tuberositas umfassen und bis an die Gelenkverbindung zwischen Metatarsale V und Os cuboides heranreichen kann. Ferner ist die sehr geringe Grösse der Epiphysen-Verbindungsfläche in Nr. 4 bemerkenswert. Nach den Befunden darf angenommen werden, dass die proximale Epiphyse des M. V in der Regel früher verschmilzt als seine distale Epiphyse. Erstere kann früher verschmelzen als die Epiphyse des Calcaneus.

Bei Durchmusterung einer grösseren Anzahl Metatarsalia V von Erwachsenen mit vollständig verschmolzenen Epiphysen liess sich mehrfach die Abgrenzung der früheren proximalen Epiphyse noch genau erkennen.

Einige Röntgenaufnahmen, die im hiesigen anatomischen Institut bei 11—16 jährigen Knaben gemacht wurden, zeigten nicht regelmässig eine proximale Epiphyse am Metatarsale V. Bei einem 16 3/4 jährigen Knaben fand sich diese Epiphyse nicht, es waren aber auch bereits die Calcaneus-Epiphyse und, soweit dies auf der Platte zu erkennen, die distalen Epiphysen der Metatarsalien verschmolzen. Bei einem 14 jährigen Knaben fand sich ebenfalls keine proximale Epiphyse am M. V. Bei diesem Knaben war die Calcaneus-Epiphyse in der Verschmelzung begriffen, die distalen Epiphysen der Metatarsalien noch vollständig getrennt. Die Tuberositas m. V wölbte sich nur sehr wenig plantarwärts vor, am Gelenk mit dem Os cuboideum überragte das Metatarsale V das Cuboid gar nicht.

Bei einem 13 1/2 jährigen Knaben war die proximale Epiphyse des Metatarsale V sehr deutlich. Die Calcaneus-Epiphyse war noch vollständig getrennt. Die Tuberositas m. V überragte auf der Röntgenplatte den lateralen Rand des Cuboideum um 3 mm, die Linie des Gelenkes zwischen M. V und Cuboid fersenwärts nicht. Die Epiphyse hat die Gestalt eines Kreissegmentes und

sitzt dem plantaren Rande der Tuberositas bis zu ihrer Spitze auf (Fig 5). Die Epiphyse ist 9 mm lang und 2 mm dick.

Bei einem Knaben im Alter von 11 J. 8 M. fand sich die Epiphyse an der Tuberositas m. V soeben angedeutet (Fig. 6). Auch hier überragt die Tuberositas den lateralen Rand des Cuboid, die Epiphyse reicht nicht bis zum proximalen Ende der Tuberositas. Calcaneus-Epiphyse in der Verknöcherung vorgeschritten, enthält zwei im ganzen 3 cm lange Kerne.

Bei der Röntgenaufnahme lag der Knabe auf der rechten bezw. linken Körperseite, der Unterschenkel mit der fibularen Seite, der Fuss mit seinem lateralen Rande der Platte auf. In dieser Lage zeichnet sich sowohl die proximale Epiphyse des



Fig. 5.



Fig. 6.

Schematisch nach Röntgenplatten.

Metatarsale V als auch die Calcaneus-Epiphyse auf der Platte scharf ab.

Diese wenigen Röntgenaufnahmen genügen natürlich in keiner Weise, um uns über die Häufigkeit des Vorkommens der Epiphyse an der Tuberositas m. V urteilen zu lassen, sie geben aber doch einige Hinweise, worauf wir bei der Untersuchung auf die Epiphyse zu achten haben.

Es ist anzunehmen, dass sich die proximale Epiphyse des Metatarsale V in derselben Lebensperiode bildet wie die Calcaneus-Epiphyse, aber wir dürfen in ihr nicht immer einen Knochenkern erwarten, wenn ein solcher in der Calcaneus-Epiphyse schon deutlich, ja deren Verknöcherung bereits vorgeschritten ist. Ob etwa der Knochenkern in der Epiphyse der Tuberositas m. V regelmässig später auftritt als in der Calcaneus-Epiphyse, darüber bedarf es noch weiterer Untersuchungen.

Wie erwähnt, kann die Epiphyse an der Tuberositas m. V früher verschmelzen als die Calcaneus-Epiphyse. Ob dies öfters der Fall ist, und ob erstere immer spätestens gleichzeitig wie letztere verschmilzt, darüber bedarf es ebenfalls noch weiterer Untersuchungen. Jedenfalls müssen wir stets daran denken dass, wenn wir die Calcaneus-Epiphyse verschmolzen finden, auch eine an der Tuberositas m. V vorhanden gewesene Epiphyse bereits verschmolzen sein kann. Die Zeit, um welche die Calcaneus Epiphyse verschmilzt, ist sehr verschieden. Bade[1]) fand bei seinen Untersuchungen mittelst Röntgenaufnahmen, dass sie bisweilen mit 8 Jahren fest verschmolzen sei. In der Regel se, die Verschmelzung mit dem 14. Jahre eingetreten, doch fand er auch bei einem 18 jährigen Manne noch eine Trennungslinie. Schwegel[2]) gibt als Zeit der Verschmelzung der Calcaneus-Epiphyse das 16. bis 20. Jahr an, Rambaud und Renault[3] bezeichnen ebenfalls das Alter von 16 Jahren als frühesten Verschmelzungstermin, haben aber noch an Skeleten von 22—24 Jahren Trennungsspuren gefunden. Wenn es sich also bestätigen sollte, dass die Ossifikation der Epiphyse an der Tuberositas m. V annähernd zu derselben Zeit stattfindet wie die der Calcaneus-Epiphyse, so kann bereits vor dem 10. Jahre eine an der Tuberositas m. V vorhanden gewesene Epiphyse verschmolzen sein andererseits können wir den Kern derselben noch über das 14. Lebensjahr hinaus deutlich getrennt finden, wie ja Lilienfeld diese Epiphyse bei einem 15 jährigen und einem

1) P. Bade, Demonstration der Entwickelung des menschlichen Fussskelets von der 9. Embryonalwoche bis zum 18. Jahre nach Röntgenbildern. Verh. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher u. Ärzte. 71. Vers. München 1899. T. 2. H. 2. S. 466.

2) Schwegel, Die Entwickelungsgeschichte der Knochen des Stammes und der Extremitäten, mit Rücksicht auf Chirurgie, Geburtskunde und gerichtliche Medizin. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. mathem.-naturw. Kl. Wien 1758. 30. Bd. S. 337.

3) A. Rambaud et Ch. Renault, Origine et développement des os. Paris 1864.

16jährigen Individuum vorfand. Jedenfalls empfiehlt es sich, bei Röntgenaufnahmen stets den Calcaneus mit auf die Platte zu bringen, da der Befund an diesem einen Anhalt geben dürfte, ob man erwarten kann, am Metatarsale V eine proximale Epiphyse vorzufinden.

Es ist möglich, dass die Bildung einer Epiphyse an der Tuberositas m. V abhängig ist von der Grösse der Tuberositas. Vielleicht bildet sich die Epiphyse nur dann, wenn das proximale Ende des Metatarsale V den lateralen Rand des Cuboideum überragt, vielleicht auch nur, wenn es mindestens um eine bestimmte Grösse überragt, da der Druck, welcher auf diesen Knochenabschnitt beim Aufsetzen der Fusssohle beim Gehen erfolgt, um so stärker sein wird, je mehr derselbe vorspringt. Bei dem hier durchleuchteten 14jährigen Knaben, bei welchem sich die Epiphyse nicht fand, überragte das Metatarsale V das Cuboid am Gelenk mit diesem gar nicht, allerdings war auch die Calcaneusepiphyse bereits in der Verschmelzung begriffen, so dass es nicht ausgeschlossen ist, dass eine kleine und dünne Epiphyse, die an der Tuberositas m. V vorhanden war, bereits verschmolzen war.

Möglicherweise hat auf das Auftreten der Epiphyse überhaupt und die Stärke ihrer Ausbildung der Grad der Fusswölbung Einfluss, da bei stark gewölbten Füssen naturgemäss der Druck auf die Tuberositas m. V beim Gehen stärker ist als bei schwach gewölbten. Auch könnte es von Einfluss auf das Auftreten und die Ausbildung der Epiphyse sein, wenn infolge stärkerer Contraction des M. tibialis anterior der Fuss beim Gehen stärker supiniert aufgesetzt wird, wie beim Bergesteigen, da auch dann der Druck auf die Tuberositas stärker sein muss. Vielleicht würde also die Epiphyse in gebirgigen Gegenden häufiger und stärker entwickelt anzutreffen sein.

Wie verschieden stark die Epiphyse ausgebildet sein kann, das geht schon aus den Untersuchungen Grubers hervor. Da

es sich um eine sehr kleine, dünne Platte handeln kann, wie sie hier bei dem 11 jährigen Knaben gefunden wurde, so ist bei Röntgenaufnahmen auf die Gegend der Tuberositas besonders sorgfältig zu achten, um die Epiphyse nicht zu übersehen.

Ich habe im vorstehenden dem Belastungsdruck für die Bildung einer Epiphyse an der Tuberositas des Metatarsale V ebenso wie für die Epiphyse des Calcaneus eine besondere Bedeutung beigemessen. Insofern würden sich diese Epiphysen von allen anderen sogenannten „Apophysen“ unterscheiden, auf deren Entwickelung der Zug an ihrer Bildungsstelle sich ansetzender Muskeln oder Bänder von wesentlichem Einfluss ist. Allerdings setzen sich auch an der Bildungsstelle der Epiphyse der Tuberositas m. V wie der des Calcaneus Muskeln bezw. deren Sehnen an. Von diesen kommt für erstere Epiphyse die Sehne des M. peroneus brevis nicht wesentlich in Betracht. Sie setzt sich nicht an der Stelle an, wo die Epiphyse ihren Sitz hat, sondern an der lateralen Seite der Basis des Metatarsale V. Dagegen könnte auf die Bildung der Epiphyse von Einfluss sein die Portion des M. abductor digiti V, welche sich an der Tuberositas ansetzt, und der accessorische Kopf, welchen dieser Muskel von der Tuberositas her empfängt. Wie das Verhältnis dieser Muskelportionen zu der Epiphyse ist, das würde noch zu untersuchen sein, namentlich auch, wie oft die an der Tuberositas m. V sich ansetzende Abductor V.-Portion, die nicht regelmässig gefunden wird, zusammen mit der Epiphyse vorkommt. Nach den Verhältnissen, wie sie sich beim Erwachsenen mit verschmolzener Epiphyse finden, ist die Annahme berechtigt, dass die Muskelportion, welche vom Tuber calcanei zur Tuberositas m. V hinzieht, beim Aufsetzen der Fusssohle beim Gehen einen nicht unbeträchtlichen Zug auf die Epiphyse an der Tuberositas m. V ausübt. Beim Aufsetzen der Fusssohle von der Ferse her auf den lateralen Fussrand, wobei sich der Körper auf die Tuberositas m. V

stützt, strebt das Körpergewicht den vom Tuber calcanei bis zur Tuberositas m. V sich erstreckenden Bogen abzuflachen. Die an diese beiden Stellen sich ansetzende Portion des M. abductor d. V, die häufig zum Teil stark sehnig, bandartig ist, wird mehr oder minder stark angespannt[1]) und wirkt so wachstumfördernd auf die Knorpelschicht am plantaren Tuberositas m. V-Ende. Aber dieser Muskelzug wirkt nicht formgestaltend auf diese „Apophyse". Die Tuberositas m. V stellt beim Erwachsenen in der Regel einen Wulst dar, welcher gewissermassen als Kappe dem Basalteil des M. V plantarwärts aufsitzt. Dieser Wulst besitzt plantarwärts oft eine ausgesprochen platte Fläche. Ein solcher Wulst findet sich beim Neugeborenen nicht. Bei diesem hat der Querschnitt des Basalteiles des Metatarsale V die Gestalt eines Dreieckes mit plantarer stumpfer Spitze. Die Seiten des Dreiecks sind gerade; die beim Erwachsenen namentlich auf der medialen Seite des Basalteiles gewöhnlich sehr ausgesprochene Rinne ist noch nicht ausgeprägt. Beim Aufsetzen des Fusses auf diese plantare Kante des Basalteiles des M. V beim Gehen erfolgt durch den Belastungsdruck ein starker Reiz zum Wachstum des Knorpels an der plantaren Kante. Dieses erfolgt aber nicht plantarwärts, es wird vielmehr durch den Druck gerade an der Kante gehemmt, dafür wächst der Knorpel zu beiden Seiten der Kante heraus, und es bildet sich so ein seitlich — sowohl auf der medialen als auf der lateralen Seite des Basalteils — überragender Wulst, der häufig durch den Belastungsdruck gewissermassen plattgedrückt wird. Es ist dies ein ähnlicher Vorgang wie ihn Roux[2]) für die Wirbelveränderungen bei der Scoliose annimmt. Das Aufsetzen des Fusses auf die

[1]) Es erhellt die Wichtigkeit dieser an die Tuberositas m. V sich ansetzenden Portion des M. abductor d. V., die eben dazu dient, besonders vermöge ihrer sehnigen, bandartigen Beschaffenheit, der Abflachung des oben genannten Bogens entgegenzuwirken.

[2]) W. Roux, Ges. Abhandl. über Entwickelungsmechanik der Organismen II. S. 48 Anm.

Kante bewirkt naturgemäss Abscherung. Diese verringert sich indes beständig, je mehr sich der Wulst ausbildet, je platter die Plantarseite der Tuberositas wird. Ist der Wulst hinreichend breit geworden und damit die Abscherung im Inneren des Knorpels im erforderlichen Masse verringert, so tritt hier der Knochenkern auf, und von diesem aus erfolgt die Ossification des Wulstes oder auch nur eines mehr oder minder grossen Teiles desselben. So würde sich auch ein zu verschiedener Zeit erfolgendes Auftreten des Kernes in der Epiphyse erklären; derselbe tritt um so früher auf, je früher sich ein entsprechend grosser plantarer Wulst am Basalteil des Metatarsale V ausgebildet hat. In dieser Weise würde der Zug des M. abductor d. V nicht formgestaltend wirken können, da der Seitendruck des sich sehr tangential ansetzenden Muskels auf die Tuberositas sehr gering ist, und infolge der Geringfügigkeit dieses Druckes auch durch die Wirkung des Muskels kein hinreichender Reiz zur Knochenbildung in der plantaren Knorpelschicht der Tuberositas erfolgt.

Während an der Tuberositas m. V auf die Entwickelung und namentlich die Formgestaltung der Epiphyse der Belastungsdruck ganz vorwiegend gegenüber dem Muskelzug einwirkt, trägt am Calcaneus der Zug der starken Achillessehne entschieden zur Ausbildung und Formgestaltung der Epiphyse bei, obwohl auch hier dem Belastungsdruck ein wesentlicher Anteil zukommt. Man könnte im Zweifel sein, ob nicht hier der Zug der Achillessehne einerseits und der Zug der kurzen Fusssohlenmuskeln andererseits allein auf die Entwickelung und Formgestaltung der Epiphyse einzuwirken imstande sind. Indes lehrt ein Vergleich des hinteren Calcaneusendes des Neugeborenen mit dem des Erwachsenen, ein wie wesentlicher Einfluss dem Belastungsdruck zukommt. An dem hinteren unteren Abschnitt des Calcaneus des Neugeborenen fehlt die Rundung. Sowohl die hintere als die untere Fläche sind bei

diesem platt. Beide Flächen stossen in einer ziemlich scharfen Kante aufeinander. Sehr auffallend ist beim Neugeborenen das starke Vorspringen medialwärts der medialen Ecke dieses scharfkantigen hinteren unteren Abschnittes des Calcaneus, dieser Abschnitt ist medialwärts gekrümmt, an seiner lateralen Seite dagegen abgeschrägt. Beim Erwachsenen ist an Stelle dieses scharfkantigen hinteren unteren Calcaneusabschnittes eine ausgesprochene Rundung vorhanden. Diese kann nur beim Gehen beim Aufsetzen des vorwärts geschwungenen Beines auf die Ferse und dem sich anschliessenden Drehen des aufgesetzten Fusses um die Ferse unter dem Einfluss des erheblichen Belastungsdruckes sich so gestaltet haben[1]). Auch hier ist das Auftreten eines Knochenkernes erst dann möglich, wenn die starke Abscherung, die notwendigerweise bei dem Aufsetzen des Fusses auf die Kante stattfinden muss, nach Anbildung von Knorpel aufwärts und vorwärts der Kante und damit eingetretener Abrundung, im Centrum der Epiphyse sich hinreichend verringert hat. Nach Rambaud und Renault[2]) erscheint der Knochenpunkt in der Calcaneus-Epiphyse am konvexesten Punkte der Knorpelschale am hinteren Calcaneusrande und breitet sich von hier aus rasch in der ganzen Knorpelmasse aus. Dieser konvexeste Punkt ist die Gegend, wo an Stelle der beim Neugeborenen vorhandenen Kante am hinteren unteren Calcaneusabschnitt beim Erwachsenen die Rundung getreten ist. Hier findet die stärkste Belastung beim Aufsetzen der Ferse

[1]) Wie wesentlich der Belastungsdruck auf das hintere untere Calcaneusende beim normal gebildeten Menschen formgestaltend wirkt, geht aus einem Präparat der Sammlung des hiesigen pathologischen Instituts (Nr. 91) hervor, welches mir Herr Professor Dr. Borst freundlichst zum Studium überliess. Dasselbe betrifft einen hochgradigen angeborenen Spitzklumpffuss eines Erwachsenen, der niemals mit der Ferse auf den Boden gesetzt worden war. Bei diesem Fuss hat sich die kantige Form des hinteren unteren Calcaneusendes vollkommen erhalten; sowohl hintere als plantare Fläche des Calcaneus sind platt und stossen fast unter rechten Winkel in ziemlich scharfer Kante zusammen.

[2]) a. a. O.

statt, und an dieser Stelle tritt in der Regel ein Knochenkern auf, und von diesem aus ossificiert auch der Teil der Epiphyse, an welchem sich die Achillessehne ansetzt, bezw. welchem sie aufliegt.

Dieser letztere obere Teil der Epiphyse kann nun aber vollständig getrennt ossificieren, wie ein sehr interessantes Präparat der hiesigen Sammlung zeigt. Dieser Calcaneus gehört zu dem Fusse, von welchem das unter 2 beschriebene linke

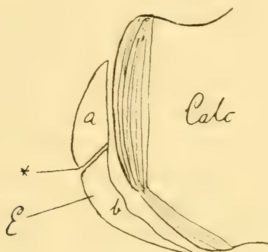


Fig. 7.

Hinteres Ende des linken Calcaneus Nr. 2 von der medialen Seite (schematisch). E Epiphyse. a oberes, b unteres Stück. * Naht zwischen beiden Stücken.

Metatarsale V stammt. Die Epiphyse dieses Calcaneus ist noch vollkommen getrennt und misst in grösster Länge vom oberen (dorsalen) nach dem unteren vorderen (plantaren) Rande 4,2 cm. In 1,5—1,8 cm Entfernung vom oberen Rande verläuft in im ganzen querer (transversaler) Richtung durch die ganze Epiphyse eine gezackte Naht, durch welche die Epiphyse zerfällt in ein oberes Stück, das nur der hinteren Fläche des Calcaneus aufliegt, und in ein unteres Stück, welches sich vom unteren Ende der hinteren Fläche zur unteren Fläche herumkrümmt (Fig. 7). Im Verlaufe der lateralen Hälfte dieser Naht sind die beiden Stücke der Epiphyse fest miteinander verbunden, die Naht ist hier stärker gezackt, ihr Verlauf deutlich zu erkennen, aber

augenscheinlich sind auf dieser Seite die beiden Epiphysenstücke in der Verschmelzung begriffen. Im Verlaufe der medialen Nahthälfte sind die beiden Epiphysenstücke getrennt, es besteht hier zwischen denselben ein schmaler Spalt. Ausserdem findet sich im Verlaufe dieser Nahthälfte eine rinnenförmige Vertiefung, die Ränder der Epiphysenstücke erscheinen hier wie einwärts gebogen. In der lateralen Nahthälfte ist eine solche Vertiefung nicht vorhanden, in ihrem Bereich ist die Epiphyse gleichmässig gewölbt. Es kann für dieses Präparat keinem Zweifel unterliegen, dass das obere Stück der Epiphyse sich gerade an der Stelle gebildet hat, an welcher sich die Achillessehne ansetzt, und dass das untere Stück nur gerade an dem Teil des hinteren unteren Calcaneusabschnittes sitzt, auf welchen der Fuss beim Gehen aufgesetzt wird, und auf welchem die Drehung des Fusses bis zum Aufsetzen der ganzen Fusssohle erfolgt. Beiläufig ist das untere Epiphysenstück nicht nur länger, sondern auch breiter und dicker als das obere. Das obere Stück ist durchschnittlich 1,7 cm lang (in vertikaler Richtung) und 2,5 cm breit (in transversaler Richtung, grösste Breite), das untere ist 2,5 cm lang und 2,8 cm breit.

Wir haben hier also in derselben „Apophyse“ unmittelbar nebeneinander Ossification durch reinen Druck und durch Wechsel von Zug und Druck[1]). Es entspricht dies den Verhältnissen, wie wir sie an den Enden mehrerer langer Extremitätenknochen finden, besonders am proximalen und distalen Humerusende, wo auch unmittelbar nebeneinander einmal die eigentliche Gelenkepiphyse unter dem Einfluss des durch die Muskelspannung bewirkten Druckes und zweitens die „Apophysen“ unter dem Einfluss des Zuges und des mit ihm verbundenen Druckes der sich an ihnen ansetzenden Muskeln aus besonderen Kernen sich entwickeln. Der von der Achillessehne auf den hinteren

1) Roux, a. a. O. I. S. 227 und 810.

Calcaneusabschnitt ausgeübte Druck ist bei recht- und besonders bei spitzwinkeliger Stellung des Fusses zum Unterschenkel ohne Zweifel sehr beträchtlich und geeignet, neben dem Zuge formgestaltend und wachstumanregend auf den Knorpel an ihrer Ansatzstelle einzuwirken.

Aus dem beschriebenen Präparat erhellt deutlich, dass das untere Epiphysenstück nur unter dem Einfluss des beim Aufsetzen der Ferse auf den Boden erfolgenden Belastungsdruckes ossificiert sein kann, da die Trennungslinie der beiden Stücke oberhalb des hinteren unteren Calcaneusendes, also der Stelle, wo beim Neugeborenen die die hintere und untere Calcaneusfläche trennende Kante sich befindet, verläuft. Dem Zug der Sohlenmuskulatur kann für die Ossification des unteren Stückes der Epiphyse dieses Präparates keine irgend nennenswerte Mitwirkung zugeschrieben werden, um so weniger, da diese Muskulatur an das distale Epiphysenende fast rein axial angreift und daher auf dieses nur einen sehr geringen Druck auszuüben geeignet ist.

An dem zu dem linken Fersenbein, dessen geteilte Epiphyse ich eben beschrieben habe, gehörigen rechten Fersenbein ist eine deutliche Zweiteilung der Epiphyse nicht nachweisbar. An diesem rechten Fersenbein ist die Epiphyse bereits fast vollständig verschmolzen, sie zeigt an entsprechender Stelle auch nicht eine Andeutung einer Naht, dagegen etwas weiter ab- und plantarwärts eine schräg von medial oben und hinten nach lateral unten und vorn verlaufende Furche, die darauf hindeuten könnte, dass sich der nach vorn von der Furche gelegene, dem breiten medialen Fortsatz des Tuber calcanei entsprechende Teil der Epiphyse aus einem besonderen Kern entwickelt habe, um so mehr als an der Epiphyse des zugehörigen linken Calcaneus im Verlauf des trennenden Spaltes sich eine rinnenförmige Vertiefung fand. Eine noch weiter plantar und ebenfalls schräg von medial hinten nach lateral vorn verlaufende Furche findet

sich in der Epiphyse des rechten Fersenbeines, welches zu dem Fuss gehört, von dem das unter 3 beschriebene rechte Metatarsale V stammt. Auch diese Furche trennt gewissermassen den breiten medialen plantaren Fortsatz von dem Epiphysenhauptstück, ohne dass aber in ihrem Verlauf auch nur eine Andeutung von einer Naht zu finden wäre. An dem zugehörigen linken Calcaneus findet sich an entsprechender Stelle keine Furche. Die Epiphysen dieser beiden Calcanei sitzen zwar dem Hauptstück des Knochens fest auf, ihre Ränder sind aber noch vollständig getrennt.

Furchen mit entsprechendem Verlauf wie bei den zuletzt erwähnten Calcaneusepiphysen, auch etwas höher hinauf entsprechend der Stelle, wo bei der zuerst beschriebenen Calcaneusepiphyse die Naht verläuft, quer oder schräg verlaufend, werden gelegentlich auch am Tuber calcanei erwachsener Personen mit vollständig verschmolzener Epiphyse beobachtet[1]). Ob in solchen Fällen die Ossification der Epiphyse von zwei Kernen aus anzunehmen ist, darüber können erst entscheiden weitere Untersuchungen über eine derartige Ossification bei jugendlichen Personen, namentlich über den Verlauf der Trennungsstelle zwischen den beiden Epiphysenstücken.

Im Röntgenbilde hat Bade[2]) zuweilen in der Epiphyse des Calcaneus zwei Kerne beobachtet. An welcher Stelle der Epiphyse die beiden Kerne lagen, geht aus der Mitteilung nicht hervor. Im hiesigen anatomischen Institut fand sich bei dem

1) Nicht zu verwechseln mit diesen Furchen sind die Furchen, welche sich ziemlich regelmässig bei Erwachsenen in der oberen Gegend der hinteren Fläche des Calcaneus finden. Diese letzteren Furchen bezeichnen die Stelle des oberen Randes der früheren Epiphyse. Die Epiphyse des Calcaneus reicht meist nicht bis zum oberen Rande der hinteren Fläche desselben, sondern bleibt mit ihrem oberen Rande ein Stück von jenem Rande entfernt. Diese Entfernung beträgt durchschnittlich 1 cm, die grösste, die ich gemessen habe, 1,6 cm. Diese „Epiphysengrenzfurchen" verlaufen unregelmässig, häufig im Winkel mit einer oberen Spitze in der Mitte der Furche.

2) A. a. O.

schon erwähnten 11jährigen Knaben mit der kleinen Epiphyse an der Tuberositas m. V auf dem Röntgenbild die Trennung der Calcaneusepiphyse in zwei Stücke, die Trennungsstelle sass etwa in der Gegend, in welcher bei der zuerst beschriebenen Calcaneusepiphyse die Naht verlief. In einer grösseren Zahl von Röntgenbildern fand ich die Calcaneusepiphyse aus einem Stück bestehend.

Eine besondere Stellung zur Calcaneusepiphyse nimmt in vielen Fällen der Processus lateralis tuberis calcanei ein. Es scheint wenig bekannt zu sein, dass dieser Fortsatz in einer beträchtlichen Zahl von Fällen aus besonderem Kern ossificiert. Die Trennung in der Ossification kann so weit gehen, dass dieser Fortsatz eine besondere Epiphyse für sich darstellt. In diesen Fällen finden wir an der Stelle des Fortsatzes einen stark plantar und lateral vorspringenden Höcker, und zwischen ihm und der grossen Epiphyse am hinteren Calcaneusende liegt eine beträchtliche Vertiefung. Für solche Fälle würde die Bezeichnung Tuberculum richtiger als Processus tuberis zu gebrauchen sein.

Rambaud et Renault[1]) scheinen die getrennte Ossification des Tuberculum calcanei plantare posterius laterale als die Regel anzunehmen und sprechen von einer épiphyse du tubercule calcanéen externe; elle est reliée à l'épiphyse de la face postérieure par une lame de cartilage. Sie erwähnen noch besonders, dass die Epiphyse des Tub. calc. ext. zuweilen isoliert bleibe, was einige Autoren veranlasst habe, sie als ein Sesambein anzusehen.

Sehr bemerkenswert hinsichtlich der selbständigen Stellung

---

1) A. a. O. S. 238. „Vers dix ans, au point le plus convexe de la calotte cartilagineuse qui recouvre la face postérieure du calcanéum, apparaît un point osseux qui s'étend rapidement dans toute la masse cartilagineuse; un autre point osseux se développe un peu plus tard dans le tubercule calcanéen externe, resté jusque-là cartilagineux."

dieses Tuberculum sind die Beobachtungen Schomburgs[1]), dass bereits die Embryonen aus dem vierten Monat an der Stelle, die dem Tuberculum laterale calcanei entspricht, der Knorpel höckerartig vorspringt, und bei einem Embryo von 21 W, dieser Vorsprung nur mittelst eines dünnen Stieles mit der übrigen Masse zusammenhing. Bei einem Neugeborenen fand ich dies Tuberculum als länglichrunden Buckel, der besonders die laterale Calcaneusfläche stark überragte, weniger die plantare.

Eine Ossification des Processus (Tuberculum) later. tuberis calcanei aus besonderem Kern findet sich an dem Calcaneus-

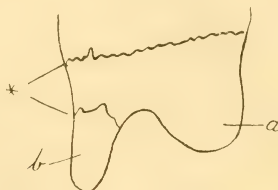


Fig. 8.
Ansicht des unteren Epiphysenstücks von hinten und unten (schematisch). a Processus tuberis medialis. b Processus tuberis lateralis. * Nähte.

paar, welches zu den unter 2. beschriebenen Metatarsalia V gehört. An dem linken von diesen beiden Calcanei, dessen Epiphyse noch an keiner Stelle mit dem Hauptstück des Knochens verschmolzen ist und, wie oben beschrieben, aus zwei grossen getrennten Stücken besteht, findet sich der Proc. later. tub. als 1,4 cm langer zungenförmiger Fortsatz, welcher von der lateralen plantaren Ecke des grossen unteren Epiphysenstückes sich gerade nach distal erstreckt (Fig. 8). Dieser Fortsatz sitzt zwar fest an dem grossen unteren Epiphysenstück, aber an seiner Abgangsstelle verläuft eine zackige Naht in seiner ganzen Breite, so dass es keinem Zweifel unterliegt, dass der den Proc. later.

[1]) H. Schomburg, Untersuchung der Entwickelung der Muskeln und Knochen des menschlichen Fusses. Gekrönte Preisschrift. Göttingen 1900.

tub. darstellende Fortsatz der Epiphyse von einem besonderen Kern aus ossificiert ist. Die Ossification der Epiphyse dieses Calcaneus ist also von drei Kernen aus erfolgt. Der Fortsatz ist an der Nahtstelle 8 mm, am distalen Ende 5 mm breit und hat etwa in der Mitte die beträchtliche Dicke von 5 mm.

Während an diesem linken Calcaneus der aus besonderem Kern ossificierende laterale plantare Fortsatz in ausgesprochenem Zusammenhange mit der übrigen Epiphyse steht, gewinnt man am zugehörigen rechten Calcaneus den Eindruck, dass dieser Processus eine besondere Epiphyse bildet. An diesem rechten Calcaneus ist der laterale plantare Fortsatz, der sich hier etwa in derselben Form und denselben Abmessungen wie links findet, vollständig (mit noch eben erkennbarer Verschmelzungslinie), die übrige Epiphyse fast vollständig mit dem Hauptstück des Knochens verschmolzen[1]), dagegen kennzeichnet sich die Trennung des lateralen Fortsatzes (Tuberculum) von der übrigen Epiphyse durch einen schmalen Spalt, in dessen Tiefe allerdings eine knöcherne Verbindung zwischen dem Tuberculum und der grossen Epiphyse vorhanden ist. Es ist bemerkenswert, wie stark an dem rechten Calcaneus das Tuberculum laterale vorspringt, wie regelmässig es dabei geformt ist, länglich elliptisch, die grösste Höhe (Dicke) in seiner Mitte, von da nach den Seiten gleichmässig abnehmend, nach proximal sich ebenso abdachend wie distal. Das Tuberculum laterale überragt den Processus medialis tuberis nach distal um 11 mm.

An dem Calcaneuspaar, welches zu den unter 3. beschriebenen Metatarsalia V gehört, ist die Ossification des Processus later. tub. aus besonderem Kern nicht nachzuweisen. Bei diesem Calcaneuspaar sitzt die Epiphyse zwar fest auf dem Hauptstück, ihr Rand ist aber nur am linken an einzelnen Stellen ver-

[1]) Die Epiphyse des Tuberc. calc. later. verschmilzt nach Rambaud et Renault (a. a. O.) früher als die Epiphyse am hinteren Calcaneusende.

schmolzen, der laterale plantare Fortsatz ist noch fast vollständig getrennt. Letzterer ist nur 1 cm lang, an der Abgangsstelle 1,2 cm breit, flach und zeigt keine Spur einer bestandenen Trennung von der übrigen Epiphyse.

Auf den Röntgenplatten von den oben erwähnten vier Knaben habe ich in keinem Falle die getrennte Ossification des Processus lateralis tuberis calcanei gefunden, dagegen sehr deutlich bei einem fünften 14 jährigen Knaben, der ebenfalls im hiesigen anatomischen Institut durchleuchtet wurde.

Befunde, die ich an Fersenbeinen von Erwachsenen erhoben habe, machen die häufige getrennte Ossification dieses Processus sehr wahrscheinlich. Ich habe denselben in der Regel nicht kurz und flach, sondern in der grösseren Zahl der Präparate mehr oder minder stark über die untere und über die laterale Fläche des Calcaneus vorspringend gefunden, meist rundlich knopfförmig, aber auch länglich wie an den Calcanei zu 2., dabei meist scharf abgesetzt gegen die Umgebung, namentlich auch nach proximal gegen das Tuber. Bei diesen stärker vorspringenden Processus-Tubercula lateralia — halte ich die Ossification aus besonderem Kern für sehr wahrscheinlich. In einer geringen Zahl von Fällen, etwa einem Drittel der von mir untersuchten, findet man bei Erwachsenen die Gegend des Proc. later. tub. flach, so dass ein Höcker nicht hervortritt. Es ist anzunehmen, dass in allen diesen Fällen mit flachem Processus die Ossification desselben nicht aus besonderem Kern, sondern von der Hauptepiphyse aus erfolgt, wie in den Calcanei zu 3. Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei diesem sehr verschiedenen Ausbildungsgrade des Processus later. tub. calc. um Verschiedenheiten in der embryonalen Anlage.

Bei den Beziehungen, welche zwischen dem Processus lateralis tuberis (Tuberculum laterale) calcanei und der Tuberositas des Metatarsale V bestehen: Anfang und Ende des hinteren Bogens am lateralen Fussrande, Verbindung durch die Tubero-

sitas-Portion des M. abductor digiti V, war es von Interesse festzustellen, ob stets bei stärker vorspringender wulstiger Tuberositas m. V auch ein ausgesprochenes Tuberculum calcanei laterale vorhanden ist. Dies ist nicht der Fall. In allen Fällen mit ganz flachem Proc. tub. calc. later. fand ich eine vorspringende breite Tuberositas m. V und letztere ebenso stets bei ausgesprochenem Tuberculum calc. laterale. Es ist danach auch nicht anzunehmen, dass etwa stets, wenn an der Tuberositas m. V eine Epiphyse vorhanden ist, auch der Proc. later. calc. aus besonderem Kern ossificiert.

Da, wie wir gesehen haben, der Belastungsdruck sowohl auf die Epiphyse am hinteren Ende des Calcaneus als auf die Tuberositas m. V bezw. deren Epiphyse, diejenigen Stellen, mit welchen beim Gehen die aufgesetzte Fusssohle zuerst auf den Boden auftrifft, formgestaltend wirkt, ist es von Interesse festzustellen, ob diese formgestaltende Wirkung sich auch auf die Capitula der Metatarsalien, welche zuletzt auf den Boden aufgesetzt werden, geltend macht. Dem ist in der That so. Beim Neugeborenen sind die Capitula dieser Knochen — es kommen hier nur die Metatarsalia II—V in Betracht — ausgesprochen prismatisch gestaltet. Ihre seitlichen Flächen stossen rechtwinkelig unter scharfer Kante auf die plantare Fläche. Die an letzterer befindlichen Gelenkflächenzipfel sind ganz gleichmässig gebildet, überragen weder einer den anderen noch in irgend auffallender Weise den an der Plantarseite leicht dorsalwärts gekrümmten Schaft. Die plantare Köpfchenfläche ist vollkommen platt, stösst, wie erwähnt, unter scharfer Kante auf die beiden seitlichen Flächen und biegt in leichter Rundung nach der im übrigen ebenfalls platten und senkrecht zur plantaren Fläche stehenden distalen Fläche um. Bei Erwachsenen und schon bei jugendlichen Individuen mit verknöcherten noch nicht verschmolzenen distalen Epiphysen finden wir den lateralen Gelenkflächenzipfel auffallend stärker

entwickelt als den medialen. Er springt plantarwärts hakenförmig vor und überragt den medialen nicht nur plantar-, sondern auch proximalwärts. Die plantare und laterale Köpfchenfläche stossen nicht mehr unter scharfer Kante aufeinander, sondern an Stelle dieser Kante findet sich eine Rundung, der stark entwickelte laterale plantare Zipfel der Köpfchengelenkfläche wulstet sich mit der anschliessenden distalen Köpfchenfläche nach der lateralen Köpfchenfläche, diese überragend, herum. Es hat sich also an der Stelle dieses Zipfels und der Kante zwischen lateraler und plantarer sowie distaler Köpfchenfläche ein Knorpelwulst gebildet, der dann in derselben Gestalt verknöchert ist. Dies lässt sich nur dadurch erklären, dass beim Gehen, beim Aufsetzen der Fusssohle vom lateralen Fussrande her stets die Kante zwischen lateraler einerseits und plantarer und distaler Köpfchenfläche andererseits und der sich an diese Kante anschliessende laterale Gelenkflächenzipfel verhältnismässig stark belastet wird, indem auf dieser Kante die Drehung des in Supinationsstellung aufgesetzten Fusses in Pronation erfolgt, während die Belastung des medialen Gelenkflächenzipfels sehr viel geringer ist. Auch hier erfolgt das Knorpelwachstum seitlich der Stelle der Kante, welche auf den Boden auftrifft und dem Druck besonders ausgesetzt ist, also des distalen Endes der lateralen plantaren Kante, wo dieses leicht gerundet in den lateralen Rand der distalen Köpfchenfläche übergeht. Während hier das Knorpelwachstum gehemmt wird, wächst der Knorpel sowohl seitlich (lateralwärts) als auch proximal heraus, so dass der charakteristische Wulst zu stande kommt. Auch nach der medialen Köpfchenfläche wulstet sich die distale etwas herum, aber in wesentlich geringerem Masse als nach der lateralen.

Wir haben also die bemerkenswerte Thatsache zu verzeichnen, dass an den Stellen des Knochengerüstes des Fusses, welche beim Aufsetzen der Fusssohle beim Gehen auf den Boden auftreffen und auf welchen nach dem

Auftreffen unter mehr oder minder starker Belastung eine Drehung des Fusses erfolgt[1]), beim Neugeborenen sich Kanten finden, und dass diese Skeletteile nach der Geburt, vermutlich von dem Zeitpunkt ab, zu welchem das Kind zu gehen beginnt, infolge von Knorpelbildung seitlich der Kanten unter dem Einfluss des Belastungsdruckes sich abrunden[2]). Diese Abrundungen (rundlichen Wülste) stellen ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal dar zwischen dem belasteten Fusse des extrauterin wachsenden Menschen und dem bisher unbelasteten Fusse des Neugeborenen. Wir sehen hier den Einfluss bestimmter funktioneller Reize, die auf Teile, welche im embryonalen Leben bereits bis zu einem gewissen funktionsfähigen Grade ausgebildet sind, im eigentlichen funktionellen Leben weiter formgestaltend wirken, um die volle und sichere Funktion dieser Teile für die Dauer des funktionellen Lebens herbeizuführen[3]).

Pfitzner[4]) nimmt an, dass die Epiphyse am proximalen Ende des Metatarsale V ein vom M. V assimiliertes Skeletstück sei, welches ursprünglich mit dem Cuboid und dem M. V arti-

[1]) Das Capitulum metat. I kommt hier nicht in Betracht. Auf diesem erfolgt unmittelbar nach dem Auftreffen auf den Boden keine irgend nennenswerte Drehung, sondern erst bei der Abwickelung des Fusses um eine transversale Achse. Für diese letztere Drehung ist jenes Capitulum eingerichtet, für sie besitzt es seine grossen Sesambeine.

[2]) Gewissermassen eine Ausnahme macht das Tuberculum calc. laterale, das schon beim Neugeborenen als rundlicher Wulst vorhanden ist. Aber auf dieses wird der Fuss beim Niedersetzen nicht unmittelbar aufgesetzt, es liegt nach vorn von der Kante zwischen hinterer und unterer Calcaneusfläche. Diese Kante hat den Druck beim Niedersetzen des Fusses auszuhalten, um sie erfolgt die Drehung des Fusses.

[3]) W. Roux, a. a. O. II. S. 231, 232.

[4]) W. Pfitzner, Beitr. zur Kenntnis des menschlichen Extremitätenskeletts. VII. Die Variationen im Aufbau des Fussskelets. Morph. Arb. VI, 2 S. 472 ff. (1896). Seine Angabe unter Literatur, dass in den 18 Fällen Grubers die Tuberositas eine selbständige Epiphyse dargestellt habe, ist nicht zutreffend.

kulierte, dann vom Cuboid abgewandert sei und im Endstadium seitlich neben dem Metatarsale liege. Diese Hypothese dürfte, nachdem wir gesehen haben, welche mechanischen Einwirkungen für das Auftreten und die Formgestaltung der Epiphyse in Betracht zu ziehen sind, und wie diese Epiphyse in Parallele zu der Epiphyse am hinteren Calcaneusende zu setzen ist, als widerlegt anzusehen sein. Auch dass es sich bei der Epiphyse an der Tuberositas m. V, wie Pfitzner meint, um eine Epiphyse handelt, die im Begriffe steht eliminiert zu werden, worauf ausser anderem ihre Inkonstanz hinweise, dürfte nicht stichhaltig sein. Es ist wahrscheinlich, dass die Epiphyse recht häufig vorkommt, allerdings bedarf es diesbezüglich noch weiterer Untersuchungen. Aber sie steht ebenso wenig im Begriff eliminiert zu werden als die Epiphyse am hinteren Ende des Calcaneus.

Eins der Beweisstücke der Pfitznerschen Hypothese bildet die in sehr seltenen Fällen vorkommende selbständige Ossification einer Tuberositas m. V mit starkem fersenwärts gerichteten Fortsatz oder dieses Fortsatzes allein, die ebenfalls von Gruber[1]) zuerst beschrieben, aber von der bisher erörterten Epiphyse an der Tuberositas m. V scharf getrennt worden ist[2]). Diese Tuberositasfortsatzepiphyse, wie ich sie nach Gruber[1]) zum Unterschied von ersterer nennen will, hat dieser Autor nur bei Erwachsenen als „persistierende“ Epiphyse beobachtet, unter 2127 Metatarsalia V nur 6 mal (1885)[2]), dazu kommt der 1875 beschriebene Fall[1]). Alle diese sieben Fälle sind dadurch ausgezeichnet, dass ein von der Tuberositas m. V sich fersenwärts erstreckender Fortsatz an der seitlichen Fläche des Os cuboideum articuliert.

---

[1]) W. Gruber, Über den Fortsatz des Seitenhöckers-Processus tuberositatis lateralis des Metatarsale V und sein Auftreten als Epiphyse. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 48.

[2]) A. a. O. 1885.

Von den 7 Fällen kann die Bezeichnung Epiphyse, wie sie gewöhnlich gebraucht wird, nicht einmal für alle als zutreffend erachtet werden. An den beiden Metatarsalia V vom Skelet des alten Mannes beschreibt Gruber (1885) einen in der Knochenlängsrichtung verlaufenden Spalt, welcher die Tuberositas mit ihrem Fortsatz zum Teil von dem übrigen Knochen trennt. Dieser Spalt dringt namentlich am rechtsseitigen M. V verhältnismässig tief, 7 mm, zwischen Tuberositas und Basis ein. „Die Wände des Spaltes haben das Aussehen von Gelenkflächen. Danach ist zu vermuten, dass die ganze Tuberositas in früheren Lebensperioden eine persistierende, vielleicht am rechtsseitigen Knochen eine am Metatarsale und Cuboideum artikulierende Epiphyse, also sogar ein besonderer Knochen von 17—18 mm Länge gewesen und erst in späteren Lebensperioden eine unvollständige Verwachsung namentlich am rechtsseitigen Metatarsale V, eingegangen sei.“ Damit charakterisiert Gruber selbst die „Epiphyse“ an diesen beiden Metatarsalia als einen Skeletteil, der dem, was gewöhnlich als Epiphyse bezeichnet wird, nicht entspricht.

Dass tatsächlich die Tuberositas m. V als für sich bestehendes, am Metatarsale und Cuboideum artikulierendes Skeletstück vorkommt, beweist die Beobachtung an der Leiche eines Neugeborenen von Spronck[1]). An dieser wurde die Tuberositas des rechtsseitigen Metatarsale V durch ein vollständig isoliertes Knorpelelement repräsentiert. „Der lateral abgerundete, vom Perichondrium bekleidete Knorpel hat an seiner medialen Seite zwei plane, glatte, unter stumpfem Winkel zusammenstossende Gelenkfacetten, welchen ähnliche Facetten am fibularen Rande des Cuboides und Metatarsale V entsprechen.“ Letztere Facette des M V steht fast in der Längsrichtung des Knochens. Am

1) C. H. H. Spronck, Auftreten der ganzen Tuberositas (lateralis) des Os metatarsale V als ein für sich bestehendes, am Metatarsale und Cuboides artikulierendes Skeletelement. Anatom. Anz. II. Jahrg. 1887. S. 734.

linksseitigen MV ist die knorpelige Tuberositas mit dem proximalen Ende des Knochens verwachsen, im übrigen ähnlich gestaltet wie die rechtsseitige selbständige Tuberositas, artikuliert ebenfalls mit dem Cuboid. Die Gelenkfläche des am Cuboid artikulierenden Fortsatzes der Tuberositas ist von der tarsalen Gelenkfläche der Basis des linksseitigen Metatarsale V, welche mit ersterer stumpfwinkelig zusammenstösst, durch einen im Winkel vorhandenen, feinen, untief in den Knorpel eindringenden Spalt getrennt. An diesem linksseitigen Metatarsale V finden wir also ähnliche Verhältnisse wie an den beiden Metatarsalia V Grubers vom Skelet des alten Mannes.

Derartige Beobachtungen sind ganz ausserordentlich selten. Neuerdings hat Gelinsky[1]) im Röntgenbilde bei einem 15jährigen Bäckerlehrling beiderseits ein augenscheinlich in der Ossification begriffenes freibewegliches Skeletstück beobachtet, welches der Lage nach der selbständigen rechtsseitigen Tuberositas m. V von Spronck entspricht und ebenfalls mit Cuboid und M. V zu artikulieren schien. Das Gelenk zwischen M. V und diesem Skeletstück stand anscheinend mehr frontal.

In den übrigen 5 Fällen Grubers von Tuberositasfortsatz-Epiphyse bestand keine Spaltbildung wie bei den Metatarsalia vom Skelet des alten Mannes, der am Cuboid artikulierende Fortsatz war von besonderem Kern aus ossificiert, die Epiphyse aber dann nicht oder nicht vollständig mit dem Hauptstück verschmolzen. Die Epiphysentrennungslinie stand entweder quer zur Knochenlängsrichtung wie in dem 1875er Falle oder verlief in der Knochenlängsrichtung entsprechend den Metatarsalia vom Skelet des alten Mannes.

Ob etwa ein solcher am Cuboid artikulierender Fortsatz der Tuberositas m. V öfters oder gar regelmässig von besonderem

[1]) Gelinsky, Das frei artikulierende Os Vesalianum tarsi duplex im Röntgenbild. Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen. Bd. VIII. H. 6. (15. 6. 1905).

Kern aus ossificiert, um dann der Regel nach mit dem Hauptstück zu verschmelzen, darüber fehlt es noch an Befunden. Spronck fand in einem Falle[1]) schon im ersten Lebensjahre in der Tuberositas m. V die erste Anlage eines Knochenkernes. Wie in diesem Falle die Tuberositas gestaltet war, und ob sie an der lateralen Seite des Cuboideum artikulierete, darüber äussert sich Spronck nicht. Jedenfalls kommt ein solcher fersenwärts gerichteter Fortsatz der Tuberositas m. V, welcher am Cuboideum artikuliert, verhältnismässig selten vor. Gruber[2]) hat ihn merkwürdigerweise in 3% seiner Präparate, unter 1608 Metatarsalia V 48mal, beobachtet, im hiesigen anatomischen Institut habe ich kein einziges derartiges Präparat gefunden, auch sonst scheint der artikulierende Fortsatz selten beobachtet zu sein. Pfitzner[3]) bildet einen einzigen derartigen Fall ab. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die verschiedene Häufigkeit des Vorkommens auf Rassenverschiedenheit beruht.

Die Artikulation des Metatarsale V mit einem fersenwärts gerichteten Fortsatz an der lateralen Seite des Cuboideum erklärt sich entwickelungsgeschichtlich aus der Stellung des M. V zum Cuboideum im zweiten Embryonalmonat während des Vorknorpelstadiums. Das M. V liegt nach Schomburg[4]) zur Zeit der Differenzierung der Tarsalien und Metatarsalien ganz der lateralen Seite des Cuboideum an (Fig. 9, 10). Im Laufe des Vorknorpelstadiums entwickelt sich das Cuboideum besonders nach der lateralen Seite, infolgedessen rückt das M. V mit seiner Artikulationsfläche mehr und mehr an die distale Fläche des

1) A. a. O. In diesem Falle waren nicht nur im Calcaneus, Talus und Cuboideum je ein deutlicher Knochenkern, sondern auch im Naviculare zwei in erster Entwickelung begriffene Kerne vorhanden.

2) A. a. O. 1885.

3) A. a. O. Fig. 64.

4) A. a. O.

Cuboideum, auf der es bereits gegen Ende des zweiten Monats gefunden wird. Diese der Regel nach stattfindende Verschiebung

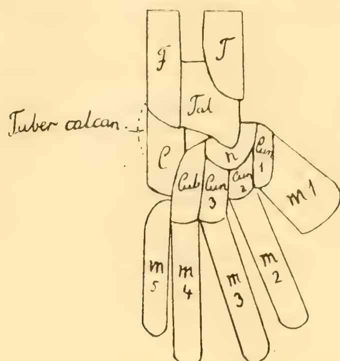


Fig. 9.
(Fig. 3 Schomburg.)
Erstes Entwickelungsstadium aus dem zweiten Embryonalmonat. Anfang 6 W.

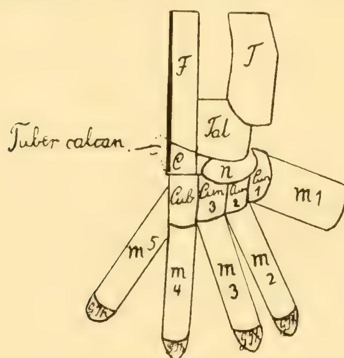


Fig. 10.
(Fig. 4 Schomburg.)
Zweites Entwickelungsstadium aus dem zweiten Embryonalmonat. Mitte 6 W.

des Metatarsale V nach der distalen Fläche des Cuboideum bleibt dann unvollständig, wenn die laterale distale Ecke des

letzteren im Wachstum zurückbleibt, und infolgedessen die Gelenkfläche des Cuboideum für das M. V mehr weniger lateralwärts sieht. Zwei solche Fälle von Erwachsenen bildet Pfitzner[1]) ab (Fig. 11 u. 12). An diesen besitzt das Cuboideum nur für das M. IV eine distale Gelenkfläche, für das M. V dagegen eine zu dieser im stumpfen Winkel stehende mehr laterale Gelenkfläche. Denken wir uns nun, dass das Cuboideum gewisser-

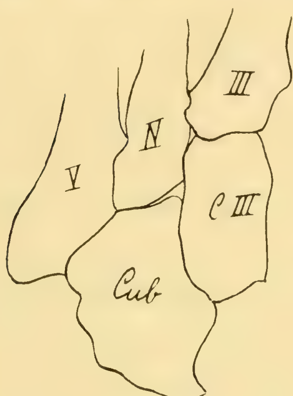


Fig. 11.
Schematisch nach Pfitzner Fig. 60.

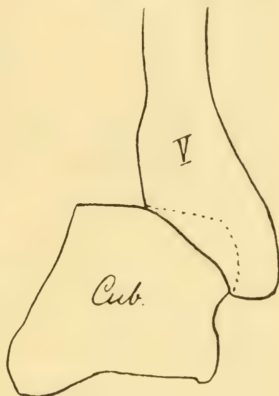


Fig. 12.
Schematisch nach Pfitzner Fig. 63.

massen in das an seiner lateralen Seite artikulierende M. V hineinwächst, so erhalten wir die Fälle, in welchen das M. V mit seinem proximalen Ende an einer distalen und einer angrenzenden lateralen Gelenkfläche des Cuboideum artikuliert, wie dies in Fig. 12 durch die punktierte Linie dargestellt wird.

Für die äusserst seltenen Fälle, in denen die Tuberositas m. V oder nur ihr Fortsatz ein selbständiges Skeletstück darstellt, fehlt jede entwickelungsgeschichtliche Erklärung. Bei

1) A. a. O. Fig. 60 und 63.

anderen Säugetieren ist bis jetzt ein entsprechendes konstantes Skeletstück nicht aufgefunden[1]. Pfitzner[1]) identifiziert das in diesen Fällen am Metatarsale V und Cuboideum artikulierende selbständige Skeletstück mit dem Ossiculum μ bei Vesal[2]) und bezeichnet seiner früher angeführten Hypothese entsprechend nicht nur jenes selbständige Skeletstück, sondern auch die Tuberositasfortsatz-Epiphyse Grubers und die von mir zuerst besprochene häufiger vorkommende Epiphyse am proximalen Ende des M. V, die zumeist der Tuberositas plantar aufsitzt, als Os Vesalianum. Ich habe bereits an anderer Stelle[3]) dargethan, dass das Ossiculum μ bei Vesal nicht identifiziert werden darf mit einer Tuberositas oder einem Tuberositasfortsatz, die als selbständiges Skeletstück auftreten und am Metatarsale V und Cuboideum artikulieren. Vesal bildet das Ossiculum an einem Fussskelet ab, an welchem das M. V eine stark ausgebildete und sogar mit kleinem Fortsatz versehene Tuberositas aufweist. Hiernach darf nur angenommen werden, dass Vesal das Knöchelchen neben einer Tuberositas mit Fortsatz gesehen hat. Ich habe mich bereits dahin ausgesprochen, dass es seiner Gestalt und Lage nach als Peroneum gedeutet werden könnte. Doch bestehen auch bezüglich dieser Erklärung Zweifel. Es dürfte daher das beste sein, sich hinsichtlich des Ossiculum μ dahin zu bescheiden, dass wir nicht wissen, was für ein Gebilde mit demselben gemeint ist. Bezüglich der Häufigkeit seines Vorkommens sagt Vesal ausdrücklich, dass er es öfters („non raro“, „non semel“) gesehen hat. Es handelt sich also nicht, wie Pfitzner meint, um einen Einzelbefund, den Vesal ver-

1) Pfitzner, a. a. O.

2) Andr. Vesalius, De corp. hum. fabrica libri septem. Basil. 1543. pag. 180, 153.

3) A. Kirchner, Die Epiphyse am proximalen Ende des Os metatarsi V und das sogenannte Os Vesalianum tarsi. Arch. f. klin. Chir. Bd. 80. H. 3. (1896). Hier auch Abbildungen nach Vesal und Gruber.

allgemeinert hat. Ich möchte empfehlen, die Beziehung Os Vesalianum für alle die Skeletteile, für welche sie Pfitzner gebraucht hat, vor allem aber für die häufig vorkommende zumeist der plantaren Seite der Tuberositas m. V aufsitzende Epiphyse ganz fallen zu lassen.

Ergebnisse.

1. Am proximalen Ende des Metatarsale V kommt im späteren Kindesalter eine Epiphyse vor, welche zumeist der plantaren Seite der Tuberositas, da wo dieselbe beim Gehen auf den Boden trifft, aufsitzt, zuweilen auch die ganze Tuberositas umfasst. Der Beginn der Ossification und die Verschmelzung dieser Epiphyse erfolgen etwa zu derselben Zeit wie bei der Calcaneusepiphyse. Es ist festgestellt, dass die Epiphyse der Tuberositas später einen Knochenkern erhalten und früher verschmelzen kann als die Calcaneusepiphyse. Bestimmte Zeiten lassen sich bei der grossen Verschiedenheit des Zeitpunktes des Auftretens und Verschmelzens der Knochenkerne nicht angeben.

2. Hinsichtlich der Häufigkeit des Vorkommens der Epiphyse an der Tuberositas m. V bedarf es noch weiterer Untersuchungen. Sie ist öfters sehr dünn, die Untersuchungen, namentlich mittelst Röntgendurchleuchtung, erfordern daher be sondere Sorgfalt.

3. Die Entwickelung der Epiphyse an der Tuberositas m. V wird sehr wahrscheinlich durch die beim Gehen immer erneut stattfindende Belastung des Fusses an dieser Stelle beim Aufsetzen der Fusssohle beeinflusst. Unter der Einwirkung der Belastung bildet sich an Stelle der hier beim Neugeborenen

vorhandenen stumpfen Kante ein Wulst, in welchem, sobald er hinreichende Grösse erreicht hat, der Knochenkern auftritt. Dieser Wulst findet sich in charakteristischer Weise an einer grossen Zahl von Metatarsalia V von Erwachsenen und setzt sich an diesen scharf gegen die Seitenwände des Basalteiles ab.

4. In gleicher Weise wie auf die Entwickelung dieser Epiphyse wirkt die Belastung des Fusses beim Gehen auf die Entwickelung und Formgestaltung der Epiphyse des Calcaneus und die verhältnismässig starke Entwickelung und eigentümliche Formgestaltung des lateralen Zipfels an der plantaren Seite der Gelenkfläche der Capitula der Metatarsalia II—V ein. Auch hier treten Rundungen und Wülste an Stelle von Kanten und platten Flächen beim Neugeborenen. Auf die Entwickelung der Calcaneusepiphyse ist auch die Zug- und Druckwirkung der Wadenmuskulatur von Einfluss.

5. Die Calcaneusepiphyse kann von drei Kernen aus ossificieren, von denen einer an der Stelle des Ansatzes der Achillessehne, der zweite an der Stelle des Auftreffens der Ferse auf den Boden beim Aufsetzen des Fusses beim Gehen, der dritte an der Stelle des Processus lateralis tuberis auftritt. Dieser Fortsatz ossificiert häufig selbständig. Im Hauptteil der Epiphyse, aus welchem das Tuber calcanei hervorgeht, scheint ein Kern die Regel zu sein; dieser tritt im unteren Teil der Epiphyse auf.

6. Der selbständig ossificierende laterale Fortsatz des Tuber calcanei prominiert in der Regel stark und kann als selbständige Epiphyse auftreten = Epiphyse des Tuberculum calcanei laterale Rambaud et Renault).

7. Vollständig zu trennen von der im späteren Kindesalter auftretenden Epiphyse an der plantaren Seite der Tuberositas m. V ist das sehr seltene Vorkommen eines Knochenkernes im proximalen Ende eines Metatarsale V, welches mit starkem fersenwärts gerichteten Fortsatz an der lateralen Seite des Cubo-

ideum artikuliert (Gruber). Von diesem Kern aus ossificiert entweder die Tuberositas m. V mit ihrem Fortsatz oder der an dem Cuboideum artikulierende Fortsatz allein. Diese Tuberositas-fortsatz-Epiphyse fand Gruber nur bei Erwachsenen und zwar nicht oder nicht vollständig verschmolzen.

8. Die teilweise oder vollständige Artikulation des Metatarsale V mit seiner Gelenkfläche für das Cuboideum an der lateralen Seite des letzteren erklärt sich aus der Lage des Metatarsale V zum Cuboideum zur Zeit der Differenzierung der Tarsalien und Metatarsalien im zweiten Embryonalmonat.

9. Die Bezeichnung Os Vesalianum für die Epiphyse am proximalen Ende des Metatarsale V ist zu verwerfen. Die Bedeutung von Vesals Ossiculum μ ist bislang nicht festgestellt.

Dem Direktor des anatomischen Instituts, Herrn Geheimrat Professor Dr. Merkel sage ich besten Dank für die Genehmigung zur Benutzung der Einrichtungen des Institutes, Herrn Privat docent Dr. Heiderich für seine freundliche Unterstützung bei Benutzung der Sammlung und die Ausführung der Röntgenaufnahmen.

I. anatomische Lehrkanzel in Wien.

BEITRÄGE

zur

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES VERTEBRATENGEHIRNS.

von

JULIUS TANDLER,
WIEN.

I.

DIE ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES GECKOGEHIRNS

von

JULIUS TANDLER und HUGO KANTOR.

Mit 23 Figuren auf Tafel 40/47 und 9 Figuren im Text.

Einleitung.

Die vorliegende Abhandlung bildet einen Teil einer grösser angelegten Arbeit, welche Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Vertebratengehirns liefern soll. Der ihr zu Grunde gelegte Plan ist folgender: Es soll zunächst die Entwickelungsgeschichte des Gehirns bei einer grösseren Anzahl von Wirbeltieren an der Hand von Plattenmodellen, welche die wichtigsten Stadien umfassen, dargestellt werden. Es wird durch dieses Vorgehen nicht nur eine reiche Fülle von Thatsachenmaterial zu Tage gefördert, sondern es wird dadurch auch ein umfassender Vergleich der einzelnen Formen ermöglicht. Die vorhandenen Urteile über die verschiedenen Fragen der Hirnmorphologie werden erst auf diesem, allerdings etwas langwierigen Wege eine Bestätigung erfahren oder verworfen werden können. Die Erkenntnis der Morphologie des Gehirns ist wohl heute eine sehr vorgeschrittene, aber keinesfalls eine vollständige. Viele der bisher strittigen Fragen in der Morphogenie des Gehirns sind noch am leichtesten dadurch zu beantworten, dass die Entwickelung des Gehirns an vollständigen Embryonenserien von den ersten Differenzierungsvorgängen bis zur Vollendung bei möglichst vielen Species genauestens dargelegt wird. Bei der Wahl der zu bearbeitenden Tiere soll natürlich so vorgegangen werden, dass möglichst typische Vertreter der ver-

schiedenen Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere in erster Linie berücksichtigt werden.

Da all das aber erst nach der Untersuchung vieler Modellreihen möglich ist, so ist es klar, dass wir in dem vorliegenden ersten Abschnitte unserer Arbeit, uns fast jeder Kritik enthaltend, nur die erhobenen Befunde veröffentlichen. Dass wir unsere Veröffentlichungen gerade mit einer Modellserie vom Gecko, Platydactylus mauritanicus, beginnen, ist nur von äusseren Zufälligkeiten abhängig.

Wir haben den Gecko als Vertreter der Reptilien für unsere Untersuchungen deshalb gewählt, weil wir ihn für einen Repräsentanten einer relativ ursprünglichen Reptilienform halten, soweit man eben aus dem Verhalten bestimmter Organcomplexe, z. B. Entwickelung der Wirbelsäule und des Gefässsystems, auf Ursprünglichkeit schliessen kann. Übrigens wird ja auch der Gecko von anderen Autoren, vor allem von Fürbringer, als primitiv angesehen, welcher in seinem „Beitrag zur Systematik und Genealogie der Reptilien“ die Geckonomorpha zu den primitivsten Formen der Lacertilia vera zählt. Wir erhofften uns in Berücksichtigung der eben erwähnten Umstände auch ein primitives Verhalten des Gehirns.

Ermöglicht wurde uns diese Untersuchung nur durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Professor Dr. M. Davidoff, dem wir hiermit unseren herzlichsten Dank sagen. Durch seine Liebenswürdigkeit kamen wir in den Besitz einer fast vollständigen Serie von Geckoembryonen. Leider fehlen uns bislang noch die frühesten Stadien; daher kommt es, dass unsere Darstellung erst bei einem Stadium nach dem Verschluss des Neuroporus anterior einsetzt. Doch werden wir nicht ermangeln, die frühesten Stadien, sobald wir ihrer habhaft werden, noch nachzutragen.

Von dem vorhandenen Material haben wir aus den zahlreichen Schnittserien solche herausgesucht, welche charakte-

ristische Stadien der Gehirnentwickelung darbieten, und von den betreffenden Gehirnen Plattenmodelle bei möglichst starker Vergrösserung angefertigt. Die von uns gebrachte Stadienbeschreibung erstreckt sich aber viel weiter in der Entwickelungsgeschichte des Gehirns gegen den Abschluss derselben als dies gewöhnlich bisher durchgeführt wurde, so dass wir auch noch ein Stadium wiedergeben, in welchem sich das Gehirn in seinem Aufbau von dem eines fertigen nur mehr wenig unterscheidet. Die Schwierigkeit des Gegenstandes, die Mannigfaltigkeit der Formen und der descriptive Charakter dieser Abhandlung erfordern es, dass möglichst gute und zahlreiche Abbildungen gegeben werden.

Da wir uns vorderhand auf eine allgemeine Deutung der Befunde gar nicht einlassen, war es auch nicht notwendig, jene Litteratur zu citieren, die sich mit allgemeinen Fragen der Gehirnentwickelung beschäftigt. Wir haben uns deshalb fast nur auf das Notwendigste der vorliegenden Angaben über die Gehirnentwickelung beschränken können. Nur bezüglich der von uns angewendeten Nomenklatur möchten wir einleitend noch einige kurze Bemerkungen einschalten. Wir haben versucht, uns nach Möglichkeit an die von Kupffer im Hertwigschen Handbuch angewendete Nomenklatur zu halten, und haben das, von der Idee ausgehend, nach Möglichkeit neue Namen zu vermeiden, auch in Fällen durchgeführt, in welchen es vielleicht besser gewesen wäre, einen neuen Namen einzuführen. Und dies um so mehr, als ja die Wahrscheinlichkeit vorliegt, dass manche dieser Namen nach der Durcharbeitung einer grösseren Zahl von Gehirnen nach der einen oder der anderen Richtung modificiert werden müssen. Dort, wo unsere Nomenklatur mit der üblichen nicht in Einklang steht, haben wir im Resumé die Begründung für die vorliegende Abänderung zu geben versucht, ebenso wie wir Namen, die wir übernommen haben und mit dem bisherigen Gebrauch begrifflich nicht voll-

ständig übereinstimmend anwenden, genau definiert haben. Wir hoffen, auf diese Weise wenigstens vorderhand über ein Reibe von Schwierigkeiten hinweggekommen zu sein.

Diese Arbeit zerfällt in zwei Abschnitte; im ersten sollen die einzelnen Stadien beschrieben werden, im zweiten die Entwickelung der wichtigsten Hirnteile im Zusammenhang dargestellt werden. Vor jeder Stadienbeschreibung ist eine kurze Schilderung des betreffenden Embryo, dessen Gehirn modelliert wurde, wiedergegeben. Dabei haben wir uns bemüht, den betreffenden Embryo, soweit dies natürlich bei der Differenz der Species möglich ist, durch Vergleich mit der Peterschen Normentafel von Lacerta agilis zu bestimmen. Bei der Beschreibung der Stadien halten wir uns fast ausschliesslich an die Modelle, nur soweit dies notwendig ist, werden auch die Schnittserien Berücksichtigung finden.

Stadienbeschreibung.

Stadium I.

Der Embryo ist ca. 3 mm lang, stark eingerollt und entspricht dem Stadium 60 der Peterschen Normentafel der Eidechse.

Das Riechfeld ist nicht scharf abgesetzt und nicht eingezogen. Der erste Aortenbogen vollständig, der zweite in Bildung. Der Neuroporus anterior ist geschlossen, der Canalis neurentericus offen. Die Hörgrübchen sind offen, sehr tief. Primäre Augenblasenausstülpungen, das Ectoderm, dort wo die Augenblase anliegt, ein wenig verdickt. An dem Embryo erreichen die erste und die zweite Schlundtasche das Ectoderm.

Das Modell wurde in 200facher Vergrösserung hergestellt. Zu diesem Stadium gehören Figg. 1 u. 2 auf Taf. 40/41.

Profilansicht. (Fig. 1.)

Das Hirnrohr besteht in diesem Stadium aus zwei verschieden langen Schenkeln, welche an der dorsalen Seite bogenförmig und allmählich in einander übergehen, während sich ihr Übergang an der ventralen Seite ziemlich plötzlich vollzieht. Das kurze, an dieser Stelle der Knickung (Plica encephali ventralis Kupffer) eingeschobene Verbindungsstück grenzt sich rostralwärts durch eine starke Einknickung der Hirnwand in Form der vorderen Scheitelkrümmung (v. Sk.), caudalwärts durch eine seichtere Einziehung, hintere Scheitelkrümmung (h. Sk.), ab. Der Umstand, dass die vordere Scheitelkrümmung einen relativ kleinen Winkel bildet, ist darauf zurückzuführen, dass der vor derselben gelegene basale Gehirnanteil stärker nach hinten ausladet. Diese Vorstülpung entspricht dem sich frühzeitig bildenden Infundibulum (I). An der Knickungsstelle entsteht eine nach vorne und oben ziehende seichte Furche, Sulcus diamesencephalicus, welche sich sehr bald verschmälert und unmittelbar darauf verschwindet. Auch an der hinteren Scheitelkrümmung beginnt eine seichte Furche, welche sich gegen die dorsale Begrenzung des Hirnrohres hin verfolgen lässt, an der lateralen Gehirnwand noch vorhanden ist und hierauf verschwindet, ohne den dorsalen Rand zu erreichen, Sulcus mesorhombencephalicus (S. m.-rh.).

Folgt man dem dorsalen Hirncontour in caudocranialer Richtung, so findet man gegenüber vom Sulcus mesorhombencephalicus eine kleine Einziehung, dorsales Stück des Sulcus mesorhombencephalicus, welche jedoch nicht unmittelbar in ersteren übergeht. Gegenüber vom Sulcus diamesencephalicus

findet man ebenfalls am dorsalen Hirnrand eine deutlich betonte Vertiefung, dorsales Stück des Sulcus diamesencephalicus (S. d.-m.), welche sich ein Stück weit lateralwärts verfolgen lässt. Durch die beiden Scheitelkrümmungen sowie durch die an sie anschliessenden Furchen und die am dorsalen Hirnrand vorhandenen Einbuchtungen zerfällt das gesamte Gehirnrohr in drei Teile, von denen der vorderste plump und aufgetrieben den vorderen kurzen Schenkel darstellt, dessen zweiter Teil die Höhe der Krümmung für sich beansprucht, dessen dritter Teil endlich dorsalwärts gekrümmt den hinteren langen Schenkel des zweischenkeligen Hirns ausmacht. Der erste Teil stellt das Prosencephalon, der zweite das Mesencephalon und der dritte das Rhombencephalon dar. Das Mittelhirn nimmt wohl die Kuppe des gekrümmten Hirnrohrs in Anspruch, liegt aber so, dass sein grösserer Abschnitt noch in den Bereich des vorderen Hirnschenkels fällt.

An dem Prosencephalon findet sich zunächst die plumpe Ausstülpung der primären Augenblase (A.), welche hauptsächlich an ihrer rostralen und dorsalen Seite durch eine tiefe Furche abgeschnürt ist, während sie an ihrer caudalen, vor allem aber an ihrer basalen Wand ohne weitere Einschnürung direkt in das Hirnrohr übergeht. Diese Grenzfurche lässt sich occipital- und basalwärts als ganz seichte Depression bis nahe an die Medianlinie verfolgen, wo sie die vordere Grenze zwischen Opticus- und Infundibulum-Ausstülpung bildet. Mit dem vorderen Schenkel der Grenzfurche (v. G. o.) hängt der Anfang einer seichten Vertiefung zusammen, welche gegen den dorsalen Hirnrand an Tiefe zunehmend die Medianlinie überschneidet. Dadurch wird das rostralwärts convexe Stück des Prosencephalon, welches zwischen dem vorderen Rand des Mesencephalon und der Augenblasenausstülpung gelegen ist, in zwei Abschnitte geschieden, von denen der rückwärtige mehr nach oben und vorne, der vordere mehr nach unten und vorne gerichtet ist. Die

seichte Furche, welche diese beiden Teile voneinander trennt, ist der sich eben entwickelnde Sulcus telodiencephalicus S. t.-d.), die vor der Furche gelegene Vorwölbung, das Telencephalon, die dahinter gelegene das Diencephalon.

Jenseits der Opticus-Ausstülpung kehrt der freie Rand des Gehirnrohrs am Infundibulum im caudalwärts convexen Bogen wieder zur vorderen Scheitelkrümmung zurück.

Wenn wir demnach den vor dem Sulcus diamesencephalicus gelegenen Anteil des Hirnrohrs betrachten, so sehen wir, dass er in vier Abschnitte zerfällt: in einen vorderen, Telencephalon, einen dorsalen vorderen, Diencephalon, einen basalen vorderen, Opticus-Ausstülpung und einen basalen hinteren, Infundibulum.

Das Mesencephalon bildet eine längliche dorsalwärts etwas stärker ausgebauchte Röhre, welche vorne durch den Sulcus diamesencephalicus, hinten durch den Sulcus mesorhombencephalicus abgegrenzt wird. Besondere Eigentümlichkeiten weist dieses Hirnstück nicht auf.

Das Rhombencephalon zeigt in seiner cranialen Hälfte zwei deutliche blasenartige Ausstülpungen, welche hauptsächlich an der dorsolateralen Seite gelegen sind. Die erste (I) der beiden hat zur vorderen Grenze den Sulcus mesorhombencephalicus, zwischen den beiden befindet sich eine ganz leichte Einziehung; hinter diesen beiden Vorwölbungen ist noch eine dritte (III) knapp angedeutet. Von hier an verjüngt sich das relativ lange Rhombencephalon caudalwärts continuierlich, um schliesslich in einer scharfen Knickung in das Rückenmark überzugehen.

Medianschnitt (Fig. 2).

Am sagittal halbierten Modell lassen sich bei der Besichtigung der Gehirninnenfläche folgende Eigentümlichkeiten constatieren: die an der äusseren Fläche des Hirnrohres vorhandenen

Vertiefungen sind in mehr oder minder deutlicher Weise an der Innenfläche als Erhabenheiten nachweisbar. So sieht man entsprechend dem Sulcus telodiencephalicus eine ziemlich flache Prominenz am dorsalen Hirnrand beginnend, sich basalwärts fortsetzen und vor dem Eingang zur Opticus-Ausstülpung verschwinden, Prominentia telodiencephalica (Pr. t.-d.). Auch die dem Sulcus diamesencephalicus entsprechende Vorwölbung, Prominentia diamesencephalica (Pr. d.-m.), ist im dorsalen Anteile deutlicher ausgeprägt als lateralwärts, während sie basalwärts entsprechend der vorderen Scheitelkrümmung wieder an Höhe gewinnt. Die Grenzfurche des Opticus kennzeichnet sich an der Innenwand durch eine den Zugang zum Opticusstiel flankierende bogenförmige Erhabenheit. Diese ist speciell an der hinteren Circumferenz deutlicher markiert. Durch dieses System von Vorwölbungen zerfällt auch die Innenfläche des Vorderhirnbläschens in vier voneinander geschiedene Anteile. Zwischen der Prominentia diamesencephalica und der Prominentia telodiencephalica liegt die Ausbuchtung des Diencephalon (D). Die Vertiefung zwischen der Prominentia telodiencephalica und dem vorderen Grenzwulst (Pr. pr. o.) des Opticus entspricht dem Telencephalon, die Opticus-Ausstülpung selbst ist nach hinten gegen das tiefe Infundibulum durch den hinteren Grenzwulst (Pr. p. o.) geschieden.

Entsprechend den verschiedenen Erhabenheiten und Vertiefungen sieht man auch am Medianschnitt eine Reihe von Verdickungen, respective Verdünnungen der Hirnwand. Im Bereiche der vorderen Wand des Telencephalon liegt, als kleines Grübchen eben noch bemerkbar, der Recessus neuroporicus (R. n). Die Berechtigung für diese Bezeichnung liegt darin, dass hier, soweit sich dies bei der für diese Frage ungünstigen Schnittrichtung erheben lässt, eine nicht vollkommen scharfe Abgrenzung zwischen Neuralrohr und Ectoderm nachweisbar ist. Die beiden Opticus-Ausstülpungen sind miteinander durch eine

die Medianlinie traversierende seichte Furche verbunden, Sulcus opticus. Am Infundibularteil des Gehirns befindet sich ein deutlich sichtbarer Recessus infundibuli. Entsprechend den Prominenzen ist die Wand an der Schnittfläche mehr oder minder stark verdickt; so sehen wir besonders den Querschnitt des hinteren Grenzwulstes der Opticus-Ausstülpung als eine deutliche Verdickung der Wand am Medianschnitt. Im allgemeinen ist die basale Wand des ganzen Prosencephalon dicker als die dorsale.

Das Mesencephalon (M), dessen vordere Grenze schon beschrieben wurde, ist rückwärts durch die fast vollkommen halbringförmige Prominentia mesorhombencephalica abgegrenzt. Die laterale und dorsale Wand sind ausgebuchtet.

Am Rhombencephalon (Rh) sieht man zunächst eine blasenförmige Vertiefung der lateralen Wand, anschliessend an den rückwärtigen Grenzwulst des Mesencephalon. Caudalwärts wird diese Vertiefung gegen eine zweite darauffolgende durch einen stumpfen Grat geschieden, hinter welchem sich die Rautenhirnwand noch einmal hauptsächlich in ihrem dorsalen Anteil, ausbuchtet. Der ventrale Abschnitt des Rhombencephalon ist wulstartig, der ganzen Länge des Rhombencephalon entsprechend, gegen den Hohlraum desselben vorgetrieben. Dieser Längswulst grenzt sich dorsalwärts durch eine seichte Furche ab, Sulcus limitans nach His. Hier geht die dicke ventrolaterale Hirnwand in die dünne dorsolaterale über.

Die Durchsicht der Schnittserie ergibt, dass in diesem Stadium noch keinerlei Differenzierung der Hirnwand vorhanden ist. Die äussere Wand der primären Augenblase ist dort, wo sie dem Ectoderm anliegt, deutlich verdickt.

Stadium II.

Der Embryo hat eine grösste Länge von 2,5 mm. Die Allantoisblase ist gross, nach links hinaushängend. Die Anlage

der vorderen Extremitäten eben nachweisbar, die Riechgruben sind deutlich abgegrenzt, mitteltief. Die zwei ersten Schlundtaschen sind weit offen, an der dritten und vierten ist Ectoderm und Entoderm in Berührung. Die mittlere Schilddrüsenanlage ist in offener Communication mit dem Darm. Erster bis vierter Aortenbogen entwickelt. Die Wolffschen Gänge münden in die Kloake. Die Gehörblase ist allseitig geschlossen, Ductus endolymphaticus bereits angelegt. Augenstiele schmal, kurz, Collobom weit. Vorderes Blatt der Retina ist dick, das hintere einzeilig, pigmentlos. Das Linsenbläschen ist kugelig, liegt dem Ectoderm dicht an, hat halbmondförmigen Hohlraum, seine hintere Wand ist mehr als doppelt so dick als die vordere. Das Stadium entspricht dem Embryo Nr. 80 der Peterschen Normentafel. Der Embryo wurde parallel zur Decke des Rautenhirns geschnitten, das Modell in hundertfünfzigfacher Vergrösserung hergestellt. Hierher gehören Figg. 3 und 4 auf Taf. 40/41.

Profilansicht (Fig. 3).

Das Hirnrohr ist wieder zweischenkelig, die Höhe der Umbiegungsstelle wird vom Mesencephalon eingenommen. Der Übergang der beiden Schenkel an der basalen Seite ist insofern kein so brüsker, als das zwischen der vorderen und hinteren Scheitelkrümmung eingeschobene Bogenstück etwas in die Länge gewachsen ist. Am vorderen Hirnschenkel zeigt sich zunächst, dass die Absetzung des Augenblasenstieles gegenüber dem Neuralrohr eine viel entschiedenere geworden ist. Dies lässt sich darauf zurückführen, dass die Basis des Opticusstieles schmäler geworden, und dass die Grenzfurche desselben gegen das Infundibulum deutlicher ist. Es hat demnach der Opticusstiel in diesem Stadium sowohl vorne als auch rückwärts je eine Grenzfurche.

Der vor dem Opticus gelegene Anteil des Neuralrohrs ist

unverhältnissmässig stark in rostraler Richtung weiter gewachsen und wölbt sich stark vor. Diese Vorwölbung ist am dorsalen Hirnrand durch eine tief einschneidende transversale Furche begrenzt, dorsales Stück des Sulcus telodiencephalicus (S. t.-d.). Diese läuft an der lateralen Hirnfläche, einen dorsalwärts leicht geschwungenen Bogen bildend, basalwärts, wird dabei flacher, und gabelt sich schliesslich. Der seichtere Schenkel dieser Furche zieht hinter der Opticus-Ausstülpung, der tiefere vor derselben gegen den basalen Hirncontur, wo beide Furchen etwas tiefer werden. Der vordere Schenkel, welcher die Opticusregion vom Telencephalon scheidet, soll, um neue Namen zu vermeiden, als basaler Schenkel des Sulcus telodiencephalicus bezeichnet werden; der hintere, welcher die occipitale Grenze des Opticushirns darstellt, hintere Grenzfurche (S. p. o.), ist im nächsten Stadium schon verschwunden. Entsprechend der vorderen Scheitelkrümmung entsteht eine ganz kurze, seichte, dorsalwärts gerichtete Furche, welche die Infundibular-Ausstülpung nach hinten begrenzt.

Bemerkt sei noch, dass das Gehirn nicht nur an seinem dem Telencephalon angehörigen Ende stark nach vorne gewachsen ist, sondern dass auch der dorsoventrale Durchmesser dieser Region bedeutend zugenommen hat, und dass dementsprechend auch der Sulcus telodiencephalicus ein gutes Stück weit dorsal vom Augenblasenstiel liegt.

Durch das eben beschriebene System von Furchen zerfällt das ganze, vor dem Sulcus diamesencephalicus gelegene Areale der lateralen Hirnwand in vier Abscshnitte: in einen vorderen dorsalen, welcher vorne und oben durch den freien Hirnrand, hinten durch den dorsalen Schenkel des Sulcus telodiencephalicus, und unten durch den ventralen Schenkel des Sulcus telodiencephalicus, gleichzeitig die vordere Grenzfurche des Opticushirns, begrenzt wird, Telencephalon (T). Ferner in einen mittleren Abschnitt, zwischen vorderer und hinterer Grenzfurche

gelegen, dreieckig gestaltet, die Opticusregion, oder das Opticushirn, die Stelle der Opticusausstülpung und noch ein kleines, darüber gelegenes Stück der lateralen Hirnwand umfassend, dann in einen dritten Teil, das Infundibulum, und schliesslich noch in das zwischen Sulcus telodiencephalicus und diamesencephalicus gelegene eigentliche Diencephalon.

Der Sulcus diamesencephalicus (S. d.-m.), welcher in seinem dorsalen Abschnitt gut ausgeprägt ist, verläuft gegen die vordere Scheitelkrümmung. Das durch ihn sowie durch den Sulcus telodiencephalicus abgegrenzte Hirnstück, das Diencephalon, bildet von der Seite gesehen eine unregelmässig dreieckige Figur, deren Basis vom dorsalen Hirnrand, dessen beide Seiten von den eben erwähnten Furchen dargestellt werden. Vorne unten geht es jedoch ohne scharfe Grenze in die Infundibularregion über, ausgenommen den ventralen Rand, wo sich die vordere Scheitelkrümmung (v. Sk.) befindet. Das ganze Diencephalon gliedert sich wieder folgendermassen: hinter dem Sulcus telodiencephalicus wölbt sich die seitliche und obere Hirnwand stark vor, wobei diese Prominenz sich basalwärts allmählich abflacht, während sie occipitalwärts ziemlich steil abfällt. Am Ende dieser hinteren Abflachung liegt die Epiphysenausstülpung (E.). Hinter derselben ist die Hirnwand ein wenig flach und eingefallen, um unmittelbar darauf wieder vorgewölbt zu werden. Die hintere Umgrenzung dieser Vorwölbung bildet schon der Sulcus diamesencephalicus. Die vor der Epiphyse gelegene Ausstülpung entspricht zweifelsohne der sich eben markierenden Pars parencephalica diencephali (P. p.), der hinter der Epiphyse gelegene der Pars synencephalica (P. s.). Die Grenze zwischen den beiden bildet, wie schon erwähnt, der Ursprung der Epiphyse.

Die Epiphyse (E.) ist kurz, plump und nach vorne gerichtet.

Das Mesencephalon (M.) ist in seinem vorderen Anteil lateralwärts stark prominent, nach rückwärts wird es durch den

hauptsächlich dorsal stark einschneidenden Sulcus mesorhombencephalicus (S. m. rh.) begrenzt. Dieser selbst ist als seichte Furche über die laterale Hirnwand hinweg bis an die hintere Scheitelkrümmung verfolgbar. Der Sulcus diamesencephalicus, welcher die vordere Grenze des Mesencephalon bildet, beginnt als schwache Furche an der vordern Scheitelkrümmung und zieht längs des vorderen Randes des deutlich vorgewölbten Mesencephalon über die laterale Fläche des Hirnrohrs dorsalwärts, wo er die Medianebene erreicht. Je mehr die Furche dorsalwärts gelangt, um so distinkter wird sie.

Das Rhombencephalon ist basalwärts leicht convex, sein Übergang in das Rückenmark vollzieht sich etwas weniger schroff als beim Stadium I. Während es im Stadium I zweifelhaft sein kann, ob die dort vorhandene Gliederung schon als eine neuromerale anzusehen ist, tritt hier zum erstenmal sicher nachweisbare Neuromerie auf. Der an den Sulcus mesorhombencephalicus anschliessende Anteil des Rautenhirns ist dorsalwärts aufgetrieben und dementsprechend prominent (Metencephalon). Diese Vorwölbung ist in der basalen Hälfte der lateralen Hirnwand durch die vordere Grenzfurche des ersten Neuromer gegen dieses geschieden. Es folgen nun noch fünf interneuromerale Furchen (J. n. f.), welche alle nur die ventrolaterale Rautenhirnwand einschneiden, sich aber gegen die Rautenhirndecke zu verbreitern und verflachen. Zwischen diesen sechs Furchen springen deutlich fünf neuromerale Erhebungen (Nm.) vor, während das hinter der letzten Furche gelegene sechste Neuromer sich caudalwärts nicht mehr abgrenzen lässt. Zählt man das Metencephalon mit, so ergeben sich am Rhombencephalon sieben Neuromeren, doch ist die Frage, ob das Metencephalon den übrigen Metameren homolog ist, nicht entschieden.

Auf der Höhe des ersten Neuromers hinter dem Metencephalon entspringt der Nervus trigeminus (N. V.), am dritten Neuromer der Nervus acustico-facialis (N. VII. VIII.), am

fünften der Nervus glossopharyngeus (N. IX), während der Nervus vagus (N. X) an dem folgenden sechsten, nach hinten nicht mehr abgegrenzten Neuromer entspringt. Unmittelbar vor der hinteren Scheitelkrümmung tritt nahe der Basis des Mesencephalon der Nervus oculomotorius (N. III) aus.

Medianschnitt (Fig. 4).

An den Hirnwänden lassen sich folgende Befunde erheben: zwischen den noch immer weiten Ostien der beiden Opticus-Ausstülpungen befindet sich der seichte Sulcus opticus, ihm entsprechend ist die basale Hirnwand ein wenig verdünnt. Der Durchschnitt des vorderen und hinteren Grenzwulstes der Opticusregion lässt sich als Verdickung der Hirnwand nachweisen. Von dem vorderen Grenzwulst an verläuft die Hirnwand, zunächst dieselbe Stärke behaltend, nach vorne, dann dorsalwärts, um hier am Anfang des dorsalen Hirnrandes bedeutend dünner zu werden. Unmittelbar vor dem Einschneiden des Sulcus telo-diencephalicus nimmt die Wand ein wenig an Dicke zu und bildet hier einen deutlichen, gegen das Lumen gekehrten Sporn. Dieser repräsentiert die Anlage des Velum transversum. (V. tr.) Auf der Strecke vom Sulcus opticus bis zum Velum transversum lässt sich nirgends eine Verdünnung der Wand konstatieren, welche man als Recessus neuroporicus ansehen könnte. Es ist demnach schon in diesem frühen Stadium der Recessus neuroporicus vollkommen verschwunden.

Dorsalwärts vom Velum transversum verdünnt sich die Wand des Gehirns, entsprechend der blasig aufgetriebenen Pars parencephalica (P. p.) ganz bedeutend, bis zur Ausstülpungsstelle der Epiphyse. Diese selbst steht in offener Kommunikation mit dem Hirnrohr, hat eine dünnere vordere und eine dickere hintere Wand. Im ganzen ist sie, wie auch der Schnitt lehrt, kurz und nach vorne gerichtet. Die an der Aussenfläche der Pars syn-

encephalica beschriebenen Eigentümlichkeiten der Wand lassen sich auch am Durchschnitt durch dieselbe erkennen. Im allgemeinen ist die Decke derselben dick, unmittelbar vor dem Sulcus diamesencephalicus etwas verdickt. Auf die gleichmässig dicke Decke des Mesencephalon folgt ziemlich scharf abgesetzt die des Rhombencephalon, welche in ihrem cranialen Anteil entsprechend der Kleinhirnplatte dick ist und sich hierauf in die äusserst dünne Decklamelle des vierten Ventrikels fortsetzt. Der Boden des Rautenhirns ist relativ dünn, der des Mesencephalon ziemlich dick. Unmittelbar vor der vorderen Scheitelkrümmung verliert der Boden am Schnitt ein wenig an Höhe, um an der Stelle des Tuberculum posticum (Kupffer) plötzlich wieder zu gewinnen. Das Infundibulum (J.) hat eine mässig dicke Wand.

Die an der Aussenfläche beschriebenen Furchen sind an der Innenfläche des Hirnrohres als Prominenzen mehr oder minder deutlich sichtbar. So der Sulcus telodiencephalicus, vor allem in seinem dorsalen Anteil als Prominentia telodiencephalica (Pr. td.), welche mit ihrem medialen Anteil das Velum transversum bildet. Den Grenzfurchen des Opticusgebietes entspricht je ein Grenzwulst (Pr. p. o., Pr. pr. o.). Durch diese Erhebungen sind auch an der Innenseite die einzelnen Teile voneinander geschieden, und es zerfällt das vordere verbreiterte Ende des Neuralrohres so wie bei der Besichtigung von aussen wieder in das Telencephalon (T.), in die Opticusregion (O.), in das Infundibulum (J.) und in das Diencephalon. Hinter der Prominentia telodiencephalica respektive dem Velum transversum liegt die tiefe Ausbuchtung der Pars parencephalica (P. p.).

Die vordere und hintere Grenze des Mesencephalon (M.) markiert sich als Prominentia diamesencephalica (Pr. d.-m.) und mesorhombencephalica (Pr. m. rh.) sehr deutlich. Den einzelnen interneuromeralen Furchen der Oberfläche entsprechen innen am Rhombencephalon ziemliche scharfe Erhebungen

(J. n. P.), zwischen welchen die an der Aussenseite vorgewölbten neuromeralen Prominenzen als deutlich abgegrenzte Cavitäten sichtbar sind. Dorsalwärts werden die neuromeralen Anteile durch eine längs verlaufende Furche abgegrenzt, welche gleichzeitig die Grenzfurche gegen die epitheliale Decke darstellt. Die ventrolaterale Partie der Rautenhirnwand ist gegen das Ventrikellumen als längs verlaufender Wulst vorgewölbt.

Differenzierung der Hirnwand.

Die Durchsicht der Serie ergibt insoferne eine Ergänzung der am Modell erhobenen Befunde, als sich an den Schnitten

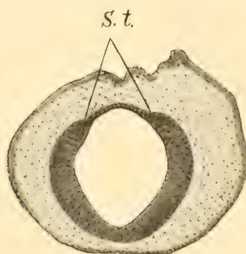


Fig. 1.
Frontalschnitt durch das Telencephalon des Gecko-Embryo II. Vergrösserung 60 fach
S. t. Sulcus tegmenti.

noch eine Gliederung der oberen Wand des Telencephalon, allerdings in ihren ersten Anfängen, konstatieren lässt. Während nämlich am Modell nur eine Dickenabnahme der Wand im ganzen ersichtlich ist, zeigt der Frontalschnitt (Textfig. 1), dass der Übergang der dicken lateralen Wand des Telencephalon in die Decke nicht allmählich, sondern unvermittelt erfolgt. Gleichzeitig sieht man an dieser Übergangsstelle eine deutliche Einsenkung, welche sich durch mehrere Schnitte verfolgen lässt. Es existiert demnach hier eine kurze, seichte, jederseits von der Medianebene gelegene Furche, Sulcus tegmenti (S. t.), welche

die dünne Decke gegen die dicke seitliche Wand des Telencephalon abgrenzt, und so das erste sichtbare Zeichen einer Gliederung des Telencephalon in einen unpaaren medianen und zwei paarige laterale Abschnitte darstellt.

Stadium III.

Der Embryo hat eine grösste Länge von 4 mm und eine Kopflänge von $3^1/_2$ mm. Die vordere Extremität ist bereits deutlich gegliedert, die hintere stummelförmig, die Chorda ist vacuolisiert, im Innern der Extremitäten deutlich mesodermale Verdichtungen; die Riechgruben sind tief, taschenförmig, die Trachea ist kurz und endet rechts und links in die noch nicht weiter verzweigten Bronchien. Die Thyreoidea ist abgeschnürt. Der erste und zweite Aortenbogen ist rudimentär, der dritte, vierte und sechste gut entwickelt. In der Retina sind die ersten Andeutungen von Pigment nachweisbar, der Augenstiel bildet eine capillare Spalte. Die Linse ist vollständig solid und liegt dem Ectoderm dicht an. Der Ductus endolymphaticus ist gegen das Labyrinth abgegliedert, an seinem distalen Ende blasenförmig erweitert. Der Embryo entspricht beiläufig dem Stadium 100 der Peterschen Normentafel. Das Modell wurde bei 75facher Vergrösserung hergestellt. Hierher gehören die Figg. 5, 6, 7 und 8 auf Taf. 40/41.

Profilansicht (Fig. 5).

Das Hirnrohr ist an der Stelle des Mesencephalon abgebogen; die Höhe der Krümmung nimmt wohl noch das Mesencephalon ein, doch ist es schon ein wenig nach hinten gegen den hintern Schenkel des zweischenkeligen Hirnrohres verschoben. Die zwischen der vorderen (v. S. K.) und hinteren (h. S. K.) Scheitelkrümmung gelegene Partie ist relativ kurz, so dass die Gehirnbasis stärker abgeknickt erscheint. Der vordere Schenkel des

Hirnrohres hat an Ausdehnung und Gliederung bedeutend zugenommen. In diesem Stadium ist auch die Dreiteilung des Telencephalon durch die Abgrenzung der beiden Hemisphären manifest geworden.

Vor der vorderen Scheitelkrümmung buchtet sich das Hirnrohr basalwärts ziemlich weit nach hinten und unten als mächtig entwickelte Infundibularregion vor. Unmittelbar darauf folgt, durch eine ganz seichte Furche geschieden, der Nervus opticus (O.), respektive die Stelle, an welcher sich das Chiasma entwickelt. Ebenso wie rückwärts ist diese Stelle auch vorne durch eine seichte Grenzfurche (v. G. o.) geschieden. Rostral von der vorderen Grenzfurche des Opticus verläuft der basale Hirnkontur ein wenig nach vorne convex (erste Anlage des Recessus opticus, Fig. 8, R. o.) bis an jenen Punkt, an welchem der basale Anteil des Sulcus telodiencephalicus (S. t.-d.) die Medianlinie erreicht, respektive hier in den gleichnamigen Sulcus der anderen Seite übergeht. Hierdurch entsteht an der Basis des Gehirns eine transversal verlaufende Furche, welche am Profilbild als ein den untern Hirnrand einschneidender Winkel erscheint, bei Besichtigung des Gehirns von unten sich als deutlich markierte Furche präsentiert (Fig. 8, S. t.-d.). Der Sulcus telodiencephalicus zieht von der eben beschriebenen Stelle in einem occipitalwärts convexen Bogen längs der seitlichen Hirnwand dorsalwärts und biegt hierauf nach vorne um. Auf der Hirndecke angelangt, zieht er medialwärts, längs der sich deutlich abgrenzenden Pars parencephalica (P. p.), und vereinigt sich mit der gleichen Furche der anderen Seite. In diesem Stadium ist demnach das Telencephalon allseitig durch die beiden halbringförmig um das Hirn herumziehenden Sulci telodiencephalici gegen das Diencephalon geschieden. An der Seitenfläche des Gehirns ist entsprechend der geringeren Tiefe dieser Furche die Hemisphäre noch weniger scharf abgegrenzt.

An der Decke des Gehirnrohres zieht vom Sulcus telodi-

encephalicus eine seichte Furche rostral- und medialwärts ab. Es ist dies der nun deutlich gewordene Sulcus tegmenti (Fig. 7, S. t.). Die beiden Furchen der beiden Seiten, welche einen mittleren unpaaren Anteil, Telencephalon impar, von zwei seitlichen bilateral symmetrischen Abschnitten, Hemisphären, abgrenzen, sind nach vorne convergent, biegen an einer gratförmigen Vorwölbung (Fig. 7, Gr.), welche die beiden Hemisphären miteinander verbindet und den am weitesten rostral gelegenen Punkt des Telencephalon impar bildet, basalwärts ab und vereinigen sich schliesslich. Hier scheidet diese so entstandene Furche die beiden Hemisphären voneinander und lässt sich, ein wenig verbreitert, an der Hirnbasis nach rückwärts verlaufend, noch ein Stück weit verfolgen. Bemerkt sei hier, dass die beiden beschriebenen Sulci tegmenti identisch sind mit jenen zwei Grenzfurchen, welche im früheren Stadium wohl nicht am Modell, aber schon am Schnitt nachweisbar waren, und welche daselbst die dicke Seitenwand des Telencephalon gegen die dünne Decke begrenzen. Durch den Verlauf der beiden Sulci tegmenti und des mittleren dorsalen Stückes des Sulcus telodiencephalicus wird an der Decke des Telencephalon ein dreieckiges Feld begrenzt, Decke des Telencephalon impar, dessen Basis vom Sulcus telodiencephalicus, dessen Längsseiten von den Sulci tegmenti gebildet werden. Selbstverständlich ist die Basis nach hinten, die Spitze nach vorne gerichtet. Die beiden Seitenanteile dieses Dreieckes sind flach, während sich die Mitte erhebt und schliesslich zur Paraphyse (P.) ausgestülpt wird.

Unmittelbar vor dem basalen Teile des Sulcus telodiencephalicus hängen die beiden Hemisphären untereinander durch einen queren Wulst zusammen. Dieser soll als Torus transversus bezeichnet werden. Jede Hemisphäre ist von der lateralen Seite gesehen beiläufig eiförmig, der vordere Pol ist stumpf. An seiner basalen-lateralen Fläche liegt die Ursprungs-

stelle der Nervi olfactorii. Die beiden Hemisphären sind einander wohl ziemlich nahe gerückt, doch ist die sie trennende mediane Längsfurche, die Mantelspalte, noch relativ breit. Dabei endet die mediane Längsfurche weit vor dem Sulcus telodiencephalicus, so dass die beiden Hemisphären hier durch den vorhin beschriebenen Querwulst (T. tr.) in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Hinter dem Sulcus telodiencephalicus macht sich eine schon ziemlich gut abgrenzbare Prominenz als erste Anlage des Recessus opticus (R. o.) bemerkbar. Diese ist gegen den Augenblasenstiel durch eine Furche (v. G. o.) abgesetz. Bei der Besichtigung des Gehirns von unten her (Fig. 8) sind diese Verhältnisse besonders deutlich sichtbar.

Das Diencephalon hat in dorsoventraler Richtung sehr an Ausdehnung gewonnen, während sein anteroposteriorer Durchmesser im Wachstum relativ zurückgeblieben ist. Seine rückwärtige Grenze wird durch den gut markierten Sulcus diamesencephalicus (S. d.-m.) gegeben. Die Zunahme des Diencephalon in seiner Höhe ist zurückzuführen sowohl auf das mächtige Auswachsen der Infundibularregion als auch auf die Erhebung seiner Pars parencephalica (P. p.). Diese fällt nach vorne gegen den Sulcus telodiencephalicus steil ab, während ihre Grenze gegenüber der Pars synencephalica an Deutlichkeit verloren hat. Sie ist wohl am dorsalen Hirnkontour durch die Ausstülpungsstelle der Epiphyse gegeben, doch seitlich gehen Pars parencephalica und synencephalica grenzlos in einander über. Zusammen mit der Höhenzunahme des Diencephalon ist auch die Distanz zwischen der Opticusausstülpung und dem Sulcus telodiencephalicus gewachsen, so dass am vorderen und unteren Ende des Diencephalon eine ganz neue Wandpartie entstanden ist.

Das Mesencephalon (M.) hat an seinem dorsalen Rande an Grösse stark zugenommen, während seine Basis entsprechend der gegenseitigen Annäherung der beiden Scheitelkrümmungen sich eher noch verkleinert hat. Die Zunahme der Mittelhirn-

decke macht sich auch in transvaler Richtung stark bemerklich, denn die beiden Seiten des Mesencephalon laden weit nach aussen aus. Der Sulcus mesorhombencephalicus (S. m.-rh.) schneidet tief ein und lässt sich deutlich bis an die hintere Scheitelkrümmung verfolgen. Als einen Ausdruck des Wachstums des Mittelhirns muss man auch die Tatsache deuten, dass das Mesencephalon occipitalwärts stark convex geworden ist und gleichsam über den Sulcus mesorhombencephalicus überhängt.

Das Rhombencephalon besitzt eine ventralwärts convexe Basis. Sein vorderer Anteil ist stärker vorgetrieben und geht allmählich in die laterale Wand über, an welcher noch Andeutungen von drei Neuromeren vorhanden sind. Die Decke des Rhombencephalon ist stark convex und setzt sich gegen den ventrolateralen Abschnitt durch eine seichte, längs verlaufende Furche ab.

In der Tiefe des Sulcus mesorhombencephalicus entspringt dorsal der Nervus trochlearis (N. IV), an der Basis knapp vor diesem Sulcus der Nervus oculomotorius (N. III). Im Bereiche des ersten noch sichtbaren Neuromers liegt die Ursprungsstelle des Nervus trigeminus (N. V), in dem des dritten die des Nervus facialis und acusticus (N. VII, VIII). Zwischen diesen beiden verlässt an der Basis des Rautenhirns der Nervus abducens (N. VI) das Hirnrohr. Hinter dem Ursprung des Acustico-facialis treten stark dorsolateral der Nervus glossopharyngeus, vagus (N. IX, X, XI) und accessorius mit einzelnen Bündeln aus, ventrolateral erscheinen die Wurzeln des Nervus hypoglossus (N. XII).

Medianschnitt (Fig. 6).

Die Untersuchung des median zersägten Modells ergibt folgendes: das Stück der durchschnittenen Hirnwand, welches dorsal an der tiefen vom Sulcus telodiencephalicus gebildeten

Kerbe, Velum transversum (V. tr.), beginnt, und basal an dem Einschnitt, welchen dieselbe Furche hervorruft, gehört dem Telencephalon an. Wir wollen diesen Wandabschnitt Paries terminalis nennen und verweisen bezüglich der Begründung dieses Namens auf die Zusammenfassung. Unmittelbar vor dem Velum befindet sich die Paraphyse (P.), und vor dieser biegt die Decke in die rostrale Wand um. Diese Umbiegungsstelle entspricht dem vorhin erwähnten Grat (Gr.), welcher die beiden Hemisphären untereinander verbindet. Von hier an zieht die durchschnittene Hirnwand, ein wenig geneigt, nach hinten und unten. Dabei nimmt sie allmählich an Dicke zu, bis sie an der basalen Verbindungsstelle der beiden Hemisphären ihr Maximum erreicht. Der vorhin beschriebene basale Querwulst, Torus transversus (T. tr.) repräsentiert also nicht eine einfache Vorbuchtung der Wand, sondern eine Verstärkung derselben. Der Torus transversus begrenzt sich caudalwärts durch den basalen Einschnitt des Sulcus telodiencephalicus (S. t.-d.), denn hier wird die Hirnwand ganz unvermittelt dünn.

Die hintere Grenze des Telencephalon wird durch die Prominentia telodiencephalica (Pr. t. d.) dargestellt, welche als distinkte Erhebung am Velum transversum beginnt und bogenförmig nach innen zieht, wobei sie sich allmählich abflacht. Auch die dem Sulcus tegmenti entsprechende Vorwölbung, Prominentia tegmenti (Pr. t.), ist seitlich von der Paraphye sichtbar. Die Umrandung des weiten Foramen Monroi wird oben durch die Prominentia tegmenti, oben und hinten durch die Prominentia telodiencephalica dargestellt. Vorne ist das Foramen interventriculare durch die Paries terminalis, unten durch den basalen Querwulst abgegrenzt. Während aber der Hohlraum der Hemisphären vom übrigen Hirnlumen an der dorsalen, frontalen und occipitalen Seite ziemlich scharf abgesetzt ist, ist die Abgrenzung an der Basis keine deutlich betonte. Der zwischen den beiden Foramina Monroi gelegene

unpaare, beiläufig keilförmige, nach hinten bis an die Prominentia telodiencephalica reichende Hohlraum, dem oben die Paraphyse aufgesetzt ist, stellt den Ventriculus impar dar. Seine Basis bildet die flache transversal gestellte Prominenz des Torus transversus, welche, wie schon erwähnt, ebenso gegen die Hirnoberfläche wie gegen die Innenfläche vorspringt. Lateralwärts geht dieser Torus allmählich in das Niveau des Hemisphärenbodens über; der Medianschnitt durch ihn gibt die schon erwähnte Verdickung, welche von Kupffer als Torus terminalis bezeichnet wird. Der Torus transversus repräsentiert, wie wir noch sehen werden, die noch unpaare Anlage der Stammganglien.

Der dem gesamten Telencephalon angehörige Hohlraum zerfällt in drei Abschnitte, einen medianen unpaaren, Ventriculus impar, dessen Wände eben beschrieben wurden, und in 2 bilateral symmetrische, die Hohlräume der Hemisphären, Ventriculus lateralis dexter et sinister. Die Communication der Seitenventrikel mit dem Ventriculus impar, die Foramina Monroi sind noch sehr weit.

Die Strecke zwischen dem basalen Anteil des Sulcus telodiencephalicus und dem Sulcus opticus hat sich, wie dies am Sagittalschnitt gut sichtbar ist, verlängert. Diese Verlängerung ist wohl darauf zurückzuführen, dass sich das Lumen der Opticusausstülpung sehr verkleinert hat, ein Vorgang, welcher aus der bedeutenden Annäherung der beiden die Opticusausstülpung vorne und hinten begrenzenden Wülste zu ersehen ist.

Hinter dem hinteren Opticuswulst, dessen Querschnitt als deutliche Verdickung der Wand am Medianschnitt sichtbar ist, wird die Wand der Infundibularregion dünner, bis sie plötzlich an der Stelle, welche der vorderen Scheitelkrümmung entspricht, sich verdickt. Dieser Punkt entpricht dem Tuberculum posticum Kupffers. Unmittelbar vor dieser Hervorragung befindet sich ein kleiner Recessus. Die hintere Grenze des Dience-

phalon ist durch die gut ausgeprägte Prominentia diamesencephalica (Pr. d.-m.) gegeben.

Die dorsale Wand ist an ihrem frontalen Abschnitte entsprechend der Pars parencephalica dünn, wird von hier an nach rückwärts allmählich dicker und setzt sich gegen die Pars synencephalica (P. s.) durch die Epiphysenausstülpung deutlich ab. Die Epiphyse (E.) selbst stellt einen kurzen, nach vorne gerichteten Schlauch dar, dessen feines Lumen von einer dünneren ventralen und einer dickeren dorsalen Wand begrenzt ist. Die Wand der Pars synencephalica ist mässig dick und trägt an jener Stelle, an welcher der dorsale Schenkel des Sulcus diamesencephalicus die Medianlinie erreicht, eine circumscripte Verdickung.

Die kurze, zwischen der vorderen und hinteren Scheitelkrümmung gelegene Basis des Mesencephalon ist dickwandig. Sie wird vorne durch das schon erwähnte Tuberculum posticum, hinten durch eine ähnliche Erhebung, angehörig der Prominentia mesorhombencephalica, begrenzt. Hinter dieser befindet sich ein ganz kurzer Einschnitt, welcher vielleicht mit dem von Burkhardt beschriebenen Sulcus intraencephalicus posticus identisch ist. Die Decke des Mesencephalon ist gleichmässig mitteldick. Die lateralwärts gerichtete Ausbuchtung des Mittelhirnbläschen ist deutlich sichtbar.

Der Boden des Rhombencephalon ist ventralwärts convex und wird gerade an der Stelle der grössten Convexität am dünnsten. Hinter dieser Partie nimmt er wieder an Dicke zusehends zu. Von den gratartigen interneuromeralen Erhebungen sind noch vier nachweisbar. Die ventrolaterale Partie des Rhombencephalon, welche gegen das Ventrikellumen als längsverlaufender Wulst vorspringt, wird gegen die dünne dorsolaterale durch eine Längsfurche begrenzt. Die Decke des Ventriculus quartus ist anschliessend an den Sulcus mesorhombencephalicus verdickt. Dieser Abschnitt dem sogenannten Metencephalon angehörig, repräsentiert die erste Anlage des Kleinhirn-

wulstes. Auf ihn folgt die ganz dünne Decke des vierten Ventrikels.

Differenzierung der Gehirnwand.

Die Untersuchung des Gehirns an der Serie ergibt folgendes: Im Allgemeinen lässt sich konstatieren, dass es schon zu einer ziemlich weitgehenden Differenzierung der Gehirnwand gekommen ist. Doch ist das Auftreten der weissen Substanz kein universelles, sondern nur ein ganz lokales, an bestimmte Regionen gebundenes.

An dem basalen vorderen Ende des Telencephalon, entsprechend dem Austritt des Olfactorius, ist eine deutliche Schleierschichte zu sehen, welche sich nur ein ganz kleines Stück nach hinten verfolgen lässt. Ebenso sieht man weiter rückwärts an der Basis der Hemisphären einen Randschleier, welcher sich ebenfalls nur durch wenige Schnitte verfolgen lässt. Am Diencephalon ist der Ansatz von weisser Substanz rostral vom Opticus ein ziemlich mächtiger, mit Ausnahme der ganz dünnen Decke und der Basis. Auffällig ist der vollkommene Mangel einer Faserschichte an der Stelle der Opticusausstülpung selbst. Während an der lateralen Seite des Synencephalon der Randschleier relativ breit ist, fehlt er vollkommen im ganzen caudalen Anteil des Infundibulum und an der Basis der Pars synencephalica.

An der Decke des Mesencephalon ist der Randschleier sehr schmal, wird dann lateralwärts breiter. Die mächtigste Ansammlung der weissen Substanz befindet sich an der Basis und an der Seitenfläche des Rhombencephalon.

Stadium IV.

Der Embryo hat eine grösste Länge von 5 mm. Er ist stark zusammengekrümmt, seine Riechgruben sind tief, taschen-

förmig. Vordere und hintere Extremitäten sind deutlich gegliedert.

Die Chordazellen sind blasig, mesodermale Scheide vorhanden. In den Wirbelanlagen kein Vorknorpel, Primordialcranium nur angedeutet. Der Ösophagus ist atretisch, Schwanzdarm offen. Hypophysentasche weit offen. Im Auge reichlich Pigment, Retina ohne Schichtung. Der Opticus hat ein ganz enges Lumen, in der Linse vordere und hintere Wand in Berührung, vordere Wand der Cornea anliegend, keine Lidanlage. Der Ductus endolymphaticus hat ein stark erweitertes Ende, die Bogengangtaschen sind tief. Der Embryo entspricht beiläufig dem Embryo 110 Fig. 27 der Peterschen Normentafel. Das Modell wurde bei 75facher Vergrösserung hergestellt. Zu dem Stadium gehören die Figg. 9 und 10 auf Tafel 42/43.

Profilansicht (Fig. 9).

Der am meisten in die Augen fallende Fortschritt in der Gehirnentwickelung wird in diesem Stadium durch die bedeutende Zunahme der vor der hinteren Scheitelkrümmung gelegenen Hirnanteile in frontooccipitaler Richtung respräsentiert. Es betrifft diese Längsstreckung des Hirnrohrs vor allem das Diencephalon. Infolge der starken Betonung der hinteren Scheitelkrümmung besteht das Hirnrohr aus zwei, ganz unvermittelt in einander übergehenden Schenkeln. Hier wendet sich nämlich der basale Kontur des vorderen Schenkels steil abfallend nach unten, so dass die vordere, noch immer gut markierte Scheitelkrümmung schon vollkommen dem Vorderschenkel angehört, während das Mesencephalon, sozusagen von seiner Basis nach hinten abgedrängt, schon dem hinteren Schenkel zuzurechnen ist. Infolge des Wachstums und der zunehmenden Abknickung des Hirnrohres hat sich auch das zwischen den beiden Schenkeln gelegene Spatium stark verlängert und verschmälert.

Die Hemisphäre hat in fronto-occipitaler und in dorsoventraler Richtung an Ausdehnung gewonnen, ebenso ragt sie weit über die Seitenfläche des Diencephalon lateralwärts vor. Ihr rückwärtiger Pol hat sich schärfer abgesetzt, der hier gelegene Anteil des Sulcus telodiencephalicus ist stark vertieft und wird von dem Hemisphärenhirn nach hinten und oben so sehr überragt, dass von dem Grunde der Furche in der Profilansicht nichts mehr zu sehen ist.

Dort, wo die laterale Hemisphärenwand in die basale übergeht, wird unmittelbar vor dem hinteren Hemisphärenende der Sulcus telodiencephalicus plötzlich flach, da sich hier die Hemisphäre ganz allmählich aus dem Niveau des Diencephalon erhebt. Jenseits von dieser Stelle kann man den basalen Abschnitt des Sulcus telodiencephalicus (S. t.-d.) medialwärts bis an die Mittellinie verfolgen. Die schon im früheren Stadium angedeutete in frontaler Richtung verlaufende Furche, welche das sich entwickelnde Chiasma vorne begrenzt, ist in diesem Stadium tiefer und damit deutlicher geworden. Zwischen dieser vorderen Grenzfurche des Chiasma (v. G. o.) und dem basalen Anteile des Sulcus telodiencephalicus ist die Hirnwand nach vorne convex. Diese Vortreibung, dem Opticushirn zugehörig, hat im Vergleich mit dem früheren Stadium in seinem frontooccipitalen Durchmesser nichts oder nur sehr wenig zugenommen. Diese vollkommen genau abgrenzbare Prominenz entspricht dem sich eben bildenden Recessus opticus (R. o.). Der unpaare, basal die beiden Hemisphären verbindende quer verlaufende Wulst, Torus transversus (T. tr.), ist deutlich sichtbar, der Breite und der Länge nach vergrössert.

Besichtigt man in dieser Region das Hirn von unten her, so sieht man eine beiläufig dreieckige flache Erhabenheit, welche occipitalwärts durch den Sulcus telodiencephalicus begrenzt wird, lateralwärts in die Hemisphäre übergeht, während ihre abgerundete Spitze rostralwärts gegen den zwischen den beiden

medialen Hemisphärenwänden gelegenen Spalt gerichtet ist. So repräsentiert sich nämlich der Torus transversus in der Ansicht von unten als eine unpaare, dem Telencephalon angehörige, beide Hemisphären verbindende Vorwölbung.

Folgt man bei der Besichtigung des Modelles von oben her dem dorsalen, tief einschneidenden Anteile des Sulcus telodiencephalicus rostralwärts, so sieht man, dass diese Furche, welche im früheren Stadium rein frontal verlief, nun schief von hinten aussen nach vorne innen zieht. Die beiden so verlaufenden Sulci sind unmittelbar hinter der Paraphyse durch ein ganz kurzes Querstück verbunden. In den nach hinten offenen von den beiden Furchen gebildeten Winkel drängt sich die Pars parencephalica hinein.

Vom Sulcus telodiencephalicus abzweigend verläuft der auch schon in früheren Stadien beschriebene Sulcus tegmenti seitlich von der Paraphysenausstülpung rostralwärts, erreicht dann den die beiden Hemisphären verbindenden frontal gestellten Grat, wo er ganz plötzlich basalwärts biegt, und in der schmalen Sichelspalte verschwindet. Entsprechend dem Umstande, dass der zwischen den beiden Hemisphären gelegene unpaare Abschnitt der Decke des Telencephalon in frontooccipitaler Richtung relativ kurz geworden ist, hat auch der Sulcus tegmenti an Länge nicht gewonnen.

Die Hemisphären sind beiläufig eiförmig, die Verlängerung des vorderen Poles zum Lobus olfactorius ist noch nicht zu sehen. An der ventro-lateralen Seite des vorderen Hemisphärenpoles liegt die Austrittsstelle des Olfactorius. Die beiden medialen Flächen der Hemisphären sind einander ganz nahe gerückt und dementsprechend ist auch die rostrale Wand des unpaaren Telencephalon, die Paries terminalis zu einem äusserst schmalen Streifen geworden.

Die Paraphyse (P.) entspringt zwischen den beiden Sulci tegmenti, legt sich auf die Decke der Pars parencephalica und

zieht längs dieser nach hinten. Sie zeigt bereits eine Reihe von Ausbuchtungen, welche im Modell, der Einfachheit halber, nicht mitdargestellt wurden.

Die hauptsächlichsten Veränderungen am Diencephalon wurden schon einleitend kurz angedeutet. Sie bestehen vor allem darin, dass sich der fronto-occipitiale Durchmesser dieses Hirnabschnittes bedeutend verlängert hat, ferner darin, dass adäquat der Richtungsänderung des Sulcus telodiencephalicus der vordere Anteil des Diencephalon, der früher mehr hinter den Hemisphären gelegen war, nun zwischen die beiden Hemisphären zu liegen kommt. Die hintere Grenze des Diencephalon ist durch den Sulcus diamesencephalicus (S. d.-m.) gegeben. Doch muss hier constatiert werden, dass diese Furche nicht mehr wie bisher gegen die vordere, sondern gegen die hintere Scheitelkrümmung gerichtet ist, so dass der zwischen den beiden Scheitelkrümmungen gelegene Teil der Hirnbasis steil nach vorne absinkend in das Diencephalon einbezogen erscheint. Dadurch ist dieser Hirnabschnitt ebenfalls in occipitaler Richtung verlängert.

Der Ursprung der Epiphyse grenzt die relativ lange Pars synencephalica (P. s.) von der Pars parencephalica (P. p.) ab Erstere erscheint als eine halsartige Einschnürung gegen. über dem übrigen kopfförmig aufgetriebenen Anteil des vor ihm gelegenen Hirnrohres. An der Pars parencephalica hat sich insoferne eine Veränderung eingestellt, als seine dorsale Wand nicht mehr allmählich wie bisher sondern ganz plötzlich in die laterale Wand übergeht. Die Übergangsstelle selbst kennzeichnet sich durch eine längs verlaufende Prominenz, unter welcher die laterale Hirnwand ein wenig einfällt. Durch diesen ganzen Vorgang sind Decke und Seitenwand der Pars parencephalica von einander geschieden.

Hinter der Epiphyse (E.) bildet die Decke der Pars synencephalica eine circumscripte Erhebung, auf welche occipitalwärts

eine deutliche Vertiefung folgt. Am Übergang in das Mesencephalon erhebt sich die Decke noch einmal ein wenig.

Das Mesencephalon hat zur hinteren Grenze den tief einschneidenden Sulcus mesorhombencephalicus; die Vertiefung dieser Furche kommt einerseits durch die starke Prominenz des Mesencephalon nach hinten, andererseits durch das starke Wachstum der Kleinhirnplatte zu stande. Dementsprechend ist auch diese Furche an der Seitenfläche des Hirnrohres flach und breit. Das Wachstum des Mesencephalon ist vor allem nach hinten und aussen vor sich gegangen. Von oben gesehen zeigt sich, dass sein Längs- und sein Querdurchmesser fast gleich lang ist, so dass es eine fast quadratförmige Figur mit abgerundeten Ecken bildet.

Das Rhombencephalon hat in seinem Längsdurchmesser fast gar nicht zugenommen. Seine Basis ist stark convex. Auffällig ist die kräftige Vorwölbung der lateralen Wand an der Ursprungsstelle des Trigeminus. Von dieser vorgewölbten Stelle nicht scharf abgegrenzt, zieht eine Erhebung in dorsocranialer Richtung gegen die mittlere stark aufgetriebene Partie des oberen Endes des Rhombencephalon. Sie entspricht der Kleinhirnanlage. Die dünne Decke des Rautenhirns ist ein wenig eingesunken, wodurch sich die dicken Randpartien noch deutlicher abheben. Ob dieses Einsinken der Decklamelle nicht artifiziell ist, ist schwer zu entscheiden. Doch spricht der Umstand, dass es schon im nächsten Stadium zu einer in der Morphologie des Gehirns begründeten Faltung der Rautenhirndecke kommt, gegen die Annahme eines Artefacts.

Die Ursprungsstelle des Olfactorius wurde schon erwähnt, ebenso wie des Umstandes gedacht wurde, dass sich Nervus opticus und Chiasma durch eine vordere und eine hintere Grenzfurche deutlich abheben. Der Nervus oculomotorius (N. III) entspringt in der Region der hinteren Scheitelkrümmung am Übergang der lateralen Hirnfläche in die basale. Der Ursprung

des Nervus trochlearis (N. IV) liegt in der Tiefe des Sulcus mesorhombencephalicus. Der Nervus trigeminus (N. V) tritt an der Stelle der grössten Convexität der lateralen Rautenhirnwand aus, unmittelbar hinter ihm der Nervus facialis und acusticus (N. VII, VIII). In derselben Höhe, nur basal, verlässt der Nervus abducens (N. VI) das Gehirn. Die Ursprungsstellen des Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius (N. IX, X, XI.) liegen in einer Linie an der lateralen Hirnwand, der Hypoglossus (N. XII) am Übergang der lateralen Wand in die Basis.

Medianschnitt (Fig. 10).

Die an der Aussenfläche sichtbaren Veränderungen in der Form des Hirnrohres lassen sich bei der Betrachtung des Medianschnittes nicht nur deutlich nachweisen, sondern auch stellenweise ergänzen. So zeigt sich vor allem die Verschiebung der vorderen Scheitelkrümmung (v. Sk.), und die Zunahme des fronto-occipitalen Durchmessers des vorderen Schenkels des Hirnrohres.

Charakteristisch ist weiter die durch das veränderte Verhalten der Furchen herbeigeführte Einengung des Foramen Monroi und die dadurch erfolgende Trennung des Hemisphärenhohlraumes von den übrigen Hirnhöhlen.

Entsprechend dem tiefen Einschneiden des Sulcus telodiencephalicus findet sich an der oberen Umrandung des Foramen Monroi eine ziemlich scharfrandige Vorwölbung, welche schwach S-förmig geschwungen von hinten unten nach oben vorne verläuft und, unmittelbar unter der Paraphyse das Velum transversum bildend, medialwärts abbiegt (Prominentia telodiencephalica. Pr. t. d.). Die untere Umrandung des Foramen interventriculare wird durch eine starke Vorwölbung gegeben, welche sich allmählich abflachend bis an die Medianlinie verfolgen lässt. Am Medianschnitt ist ihr Querschnitt als eine

deutliche Verdickung der Wand sichtbar, welche occipitalwärts durch den basalen Teil des Sulcus telodiencephalicus (S. t. d.) begrenzt wird. Das Ganze entspricht dem zwischen den beiden Hemisphären eingeschobenen Torus transversus (T. tr.), welcher sich rostralwärts ohne schärfere Grenze in die schief nach oben aufsteigende dünne Grenzlamelle des Telencephalon, die Paries terminalis (P. t.), fortsetzt. Diese Lamelle ist gegen die vordere Paraphysenwand durch jene an der Aussenseite gratförmig vorspringende Erhebung abgegrenzt, welche die beiden medialen Hemisphärenwände verbindet. Die eben beschriebene Lamelle, welche infolge der Annäherung der beiden Hemisphären aneinander nur einen minimalen frontalen Durchmesser besitzt, ist ein Stück weit an der vorderen Begrenzung des Foramen Monroi beteiligt. An ihrem basalen Abschnitt drängt sich von aussen unten eine der medialen Hemisphärenwand angehörige Verdickung vor, welche nach hinten in die basale Umrandung des Foramen Monroi übergeht, von ihr nur durch eine ganz seichte Furche geschieden. Diese Verdickung ist die erste Andeutung der beim Gecko sich später mächtig entwickelnden Septumverdickung.

Seitlich von der Paraphyse ist die kurze, dem Sulcus tegmenti entsprechende Vorwölbung, Prominentia tegmenti, sichtbar. Das Foramen Monroi (F. M.), welches in diesem Stadium einem etwas unregelmässig gestalteten Dreieck beiläufig gleicht, wird demnach oben und hinten durch die Prominentia telodiencephalica, hinten und basal durch den lateralen Abschnitt des Torus transversus, vorne durch die Septumverdickung und durch die vordere Grenzlamelle des Telencephalon begrenzt. Das kurze Stück, entsprechend dem vorderen oberen Winkel, wird von der Prominentia tegmenti begrenzt. Denkt man sich die beiden Hirnhälften aneinander gelegt, so befindet sich zwischen den beiden Foramina Monroi ein immerhin noch ansehnlicher, nach hinten in den dritten Ventrikel übergehender Raum, welcher

noch dem Telencephalon angehört, Ventriculus impar. Das Dach dieses Ventrikels ist entsprechend der Verkürzung der ganzen Region bedeutend kürzer geworden. Nach vorne oben endet der Ventrikel mit einer Spitze, denn das Dach reicht eigentlich nur vom Velum transversum bis zum vorderen Rand der Paraphyse. Seine vordere Wand bildet die vordere Grenzlamelle des Telencephalon, die Paries terminalis.

Während im früheren Stadium der Torus transversus nur spurenweise gegen das Hirnlumen vorsprang, sieht man in diesem Stadium diesen Wulst weit in den Hohlraum vorragen und bis an die untere Grenze des Foramen Monroi reichen. Damit wird gleichzeitig der untere Rand dieses Foramens, welcher früher in demselben Niveau wie die Basis des Ventriculus impar lag, bedeutend gehoben. Hand in Hand damit geht aber noch eine andere Veränderung vor sich, welche darin besteht, dass der Torus transversus nicht in seiner ganzen Breite, sondern nur in seinen paarigen lateralen Abschnitten an Höhenausdehnung gewinnt, während die mediane Partie im Wachstum zurückbleibt. Dadurch wird dieser Wulst in seiner Mitte eingeschnürt und quersackartig umgeformt. Er besteht jetzt je aus einem rechten und linken verdickten Ende, dem Ganglienhügel, und aus einem dünneren Mittelstück.

Die Decke des Diencephalon setzt sich mit einer gut ausgeprägten Furche gegen die laterale Wand ab. Diese Furche verflacht nach vorne immer mehr, so dass an dem zwischen den beiden Hemisphären gelegenen Teile der kuppelartige Aufbau der Pars parencephalica noch gewahrt erscheint. Hinter der Epiphyse (E.) verliert sich diese Furche ebenfalls und fehlt vollkommen in dem halsartigen Anteil der Pars synencephalica.

Das Relief der Seitenwände des dritten Ventrikels ist viel belebter als in dem früheren Stadium. Dorsal von der Prominentia telodiencephalica zieht eine seichte Furche occipitalwärts und endet nach kurzem Verlauf muldenartig vertieft. Sie be-

grenzt eine im dorsalen Anteil der lateralen Ventrikelwand entstandene Vorwölbung, welche der Ausdruck einer circumscripten Verdickung der Wandsubstanz ist, und den Thalamus opticus (Th.) darstellt. Aus der vorhin erwähnten muldenartigen Vertiefung zieht eine seichte Furche ventrocaudalwärts und endet im geräumigen Infundibulum, während eine andere von derselben Mulde ausgehende Furche nach vorne und unten zum Sulcus opticus verläuft. Zwischen den beiden eben erwähnten, nach unten divergierenden Furchen liegt eine ca. dreieckige Prominenz. Dieser entsprechend ist die Hirnwand am Medianschnitt deutlich verdickt. Von dieser Verdickung an wird der Querschnitt der Wand zusehends kleiner und erreicht im Bereiche das Infundibulum sein Minimum. An der vorderen Scheitelkrümmung befindet sich eine kleine Ausbuchtung, und unmittelbar darüber eine Erhebung. Erstere ist der Recessus mammillaris, letztere das Tuberculum posticum (T. p.)

Der verengte Abschnitt des Diencephalon, die Pars synencephalica, zeigt keine besondere Modellierung seiner Wand. Die hintere Grenze desselben, damit auch die Grenze gegen das Mesencephalon, ist durch die Prominentia diamesencephalica scharf hervorgehoben. Sie endet an der hinteren Scheitelkrümmung.

Das Mesencephalon ist lateralwärts tief ausgebuchtet, seine Wände sind ziemlich gleichförmig dick, nur die Basis springt seitlich von der Medianlinie stark vor, wodurch der Höhendurchmesser des mesencephalen Hohlraumes an dieser Stelle verkürzt erscheint. Die Prominentia mesorhombencephalica ist stark ausgeprägt, sie ist deutlich gegen die Stelle der hinteren Scheitelkrümmung zu verfolgen.

Die Basis des Rhombencephalon verdickt sich in craniocaudaler Richtung zusehends, der vordere Anteil der Decke ist dick und geht mit einer deutlichen Knickung in den dünnen Abschnitt derselben über. Zwischen Basis und Decke verläuft

eine gut entwickelte Längsfurche. Zwischen der medianen Längsfurche und der seitlichen ist die Basis ventrikelwärts stark convex. Dort, wo sich die stärkste Convexität der Basis als Andeutung der eben in Entwickelung begriffenen Brückenkrümmung befindet, verläuft über den Rautenhirnboden eine quer gerichtete Furche, welche zu beiden Seiten mit den seitlichen Längsfurchen zusammentrifft. An dieser Stelle etabliert sich eine dreistrahlige Grube, die erste Anlage des Recessus lateralis ventriculi quarti (R. l.). Durch die transversale Furche zerfällt der Boden des Rautenhirns in zwei Abschnitte, einen kürzeren vorderen und einen längeren hinteren. Der ventrikuläre Hohlraum geht ganz plötzlich in den engen Zentralkanal des Rückenmarkes über.

Differenzierung der Gehirnwand.

In diesem Stadium hat die Differenzierung der Gehirnwand in zukünftige graue und weisse Substanz bedeutende Fortschritte gemacht. Doch sei bemerkt, dass man auch in diesem Stadium im Bereiche der weissen Substanz noch nirgends direkt Fasern nachweisen kann. Nur im Opticus sind Fasern bereits deutlich sichtbar.

An der basalen und lateralen Seite der Hemisphären befindet sich oberflächlich eine ganz deutliche Auflichtung. Die mediale Wand der Hemisphären ist sehr dünn. Am allerdünnsten ist aber die Decke des Ventriculus impar, an welcher man die scharf abgesetzte Übergangsstelle der Hemisphären in die Decke des Telencephalon impar deutlich nachweisen kann.

Am Diencephalon sind lateral und dorsolateral mächtige Auflagerungen weisser Substanz zu sehen. Die dünne Basis zeigt minimale Auflichtungen, während die Decke der Pars parencephalica bereits rein ependymal ist.

An der Basis des Mesencephalon, noch mehr aber an der

des Rhombencephalon ist die weisse Substanz stark entwickelt. Am Rhombencephalon reicht sie lateralwärts hoch hinauf. Die Trochleariskreuzung ist schon angedeutet.

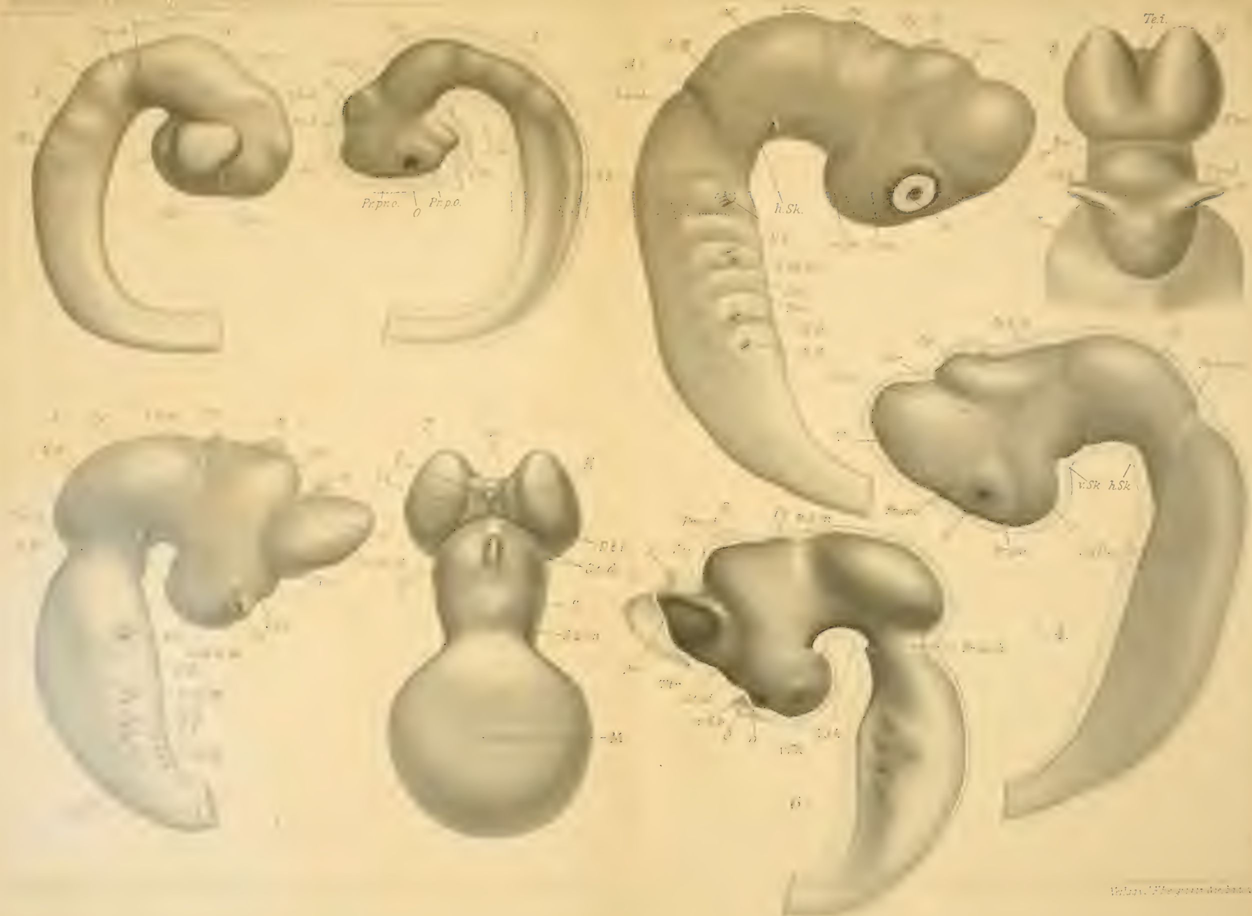
Stadium V.

Der Embryo hat eine grösste Länge von 7 mm und 4½ mm Kopflänge.

Er ist wenig zusammengerollt; Schwanz sehr lang, vordere Extremität im Ellbogengelenk abgebogen, das distale Ende verbreitert, deutlich fünfstrahlig, der Rand gekerbt. Hintere Extremität an ihrem Ende verbreitert, Strahlen noch undeutlich. Das Auge ist gross, stark prominent. Äussere Ohröffnung spaltförmig, Kopf relativ niedrig, Schnauzenregion kurz und zugespitzt. Die erweiterten Enden der Ductus endolymphatici einander fast zur Berührung genähert, knorpelige Labyrinthkapsel noch nicht vollständig. Retina geschichtet, stark pigmentiert, Augenlider in Bildung, die Linse von der Cornea entfernt. Die äussere Nasenöffnung epithelial verschlossen, das Jacobsonsche Organ gross. Der Ösophagus teilweise atretisch, Suprapericardialkörper abgeschnürt, ebenso Thymus. Lungenschläuche weit, ohne secundäre Verzweigung. Der Embryo gleicht beiläufig dem Embryo 118 der Peterschen Normentafel, Figur 30. Das Modell wurde in 75facher Vergrösserung hergestellt. Zu diesem Stadium gehören die Figg. 11 u. 12 auf Taf. 42/43.

Profilansicht (Fig. 11).

Dieses Stadium charakterisiert sich durch das mächtige Wachstum des rostralen Hemisphärenpoles, durch die Umlagerung der vorderen Grenzlamelle des Telencephalon und der damit verbundenen Veränderung im Situs des Torus transversus, durch die starke Entwickelung des Mesencephalon und durch die bedeutende Zunahme der Scheitel- und der Brückenkrümmung.



Te.i.
Pr.pr.o.
O
Pr.p.o.
h.Sk.
v.Sk
h.Sk
M

Der Sulcus telodiencephalicus (S. t. d.) ist in seinem dorsalen Teile noch tiefer geworden und wird von dem occipitalen Pol der Hemisphäre weit überragt. Basalwärts lässt sich diese Furche als seichte Vertiefung in die laterale Fläche des Hirnrohres verfolgen, um schliesslich die Hemisphäre auch an der ventralen Seite deutlich abzusetzen. Die medialen Flächen der Hemisphären liegen einander eng an, die obere Fläche geht ziemlich plötzlich in die mediale über. Der vordere Pol des Hemisphärenhirns ist stumpf, seine basale Fläche verbreitert sich nach hinten und setzt sich durch den basalen Anteil des Sulcus telodiencephalicus gegen den darunter gelegenen Recessus opticus ab. Der noch im früheren Stadium schief nach hinten und unten verlaufende Kontur der unteren Hirnfläche ist nun an der Stelle des Sulcus telodiencephalicus winkelig geknickt. Die vordere Wand des Recessus opticus (R. o.) ist gegen das Chiasma durch die vordere, ganz seichte Grenzfurche (v. G. o.) desselben geschieden; das Chiasma selbst hat sich caudalwärts verlagert und ist durch eine seichte, breite, hintere Grenzfurche gegen das Infundibulum abgesetzt. An dem stark vorgewölbten Infundibulum lässt sich zum ersten Male die Hypophysenausstülpung (Hy) nachweisen. Diese sitzt an der ventralen Seite des Infundibulum als eine kurze, nach vorne gerichtete Ausbuchtung.

Entsprechend der geringen Zunahme des Diencephalon im sagittalen Durchmesser erscheint dieser ganze Hirnabschnitt kürzer und höher. Auch die der Pars synencephalica angehörige kragenartige Einschnürung ist im Wachstum relativ zurückgeblieben, ist aber sonst deutlich markiert. Die relative Verkürzung der ganzen Region lässt sich an der geringen Distanz zwischen Epiphyse und Mesencephalon nachweisen. Die laterale Wand des Diencephalon ist ein wenig vorgebaucht und geht ziemlich brüsk in die vorgewölbte Decke der Pars parencephalica über. Diese selbst hat ihre vordere, zwischen die Hemisphären hinein-

reichende Ausbuchtung grösstenteils verloren. Der dorsalmediale Anteil des Sulcus telodiencephalicus, welcher hier zwischen Paraphyse und vorderem Ende der Pars parencephalica verläuft, stellt eine kurze transversal verlaufende Spalte, welche das Velum transversum bildet, dar.

Die Paraphyse (P.), hinten durch die eben beschriebene Spalte, seitlich durch den Sulcus tegmenti begrenzt, geht vorne wenigstens äusserlich ohne sichtbare Grenze in die vordere Grenzlamelle des Telencephalon über. Sie ist sehr lang und liegt der erhobenen Decke der Pars parencephalica, längs ihr occipitalwärts verlaufend, eng an. Die Epiphyse (E.) ist plump und kurz und nach vorne gerichtet.

Die in früheren Stadien schon vorhandene Verschiebung des Mesencephalon in occipitaler Richtung hat bedeutend zugenommen, so dass dieses schon fast vollständig dem hinteren Schenkel des Hirnrohres angehört. Das Mesencephalon ist lateralwärts stark vorspringend, der Sulcus diamesencephalicus (S. d. m.) endet an der hinteren Scheitelkrümmung, fast an derselben Stelle, an welcher der Sulcus mesorhombencephalicus die Basis trifft. Die obere Fläche des Mittelhirns ist stark abgeplattet, vor allem in ihrem vorderen Abschnitt. Der dorsale Teil des Sulcus mesorhombencephalicus bildet eine tiefe enge Spalte zwischen Mesencephalon und Kleinhirnwulst.

Das Rhombencephalon ist basalwärts fast rechtwinkelig abgeknickt; der Knickungsstelle entspricht dorsal eine tiefe transversal über die Decke des Rautenhirns verlaufende Furche, in deren mittleren Abschnitten sich die ersten Andeutungen eines Plexus chorioideus nachweisen lassen.

Besichtigt man das Modell von oben, so sieht man zunächst vorne die enge Aneinanderlagerung der beiden medialen Hemisphärenflächen. Zwischen ihnen ist nur ein capillarer Sichelspalt vorhanden. Dort, wo die beiden Hemisphären nach hinten auseinanderweichen, drängt sich zwischen sie das

vordere Ende der stark erhobenen Pars parencephalica ein. Die vordere Wand desselben steigt steil aus dem transversal verlaufenden Sulcus telodiencephalicus empor. Vor derselben liegt ein kleines, dreieckiges Areale, in dessen Mitte sich die Paraphyse erhebt. Der Sulcus tegmenti, der dieses Areale seitwärts begrenzt, ist von der überhängenden Hemisphäre gedeckt. Auch die hintere Abdachung der Pars parencephalica, ebenso wie die verjüngte dahinter gelegene Pars synencephalica ist deutlich sichtbar. Auf diese eingeschnürte Stelle folgt das breit ausladende Mesencephalon, welches in diesem Stadium viel weiter lateralwärts reicht, als die Hemisphäre.

Medianschnitt (Fig. 12).

Am auffälligsten ist bei der Betrachtung des Medianschnittes die Umlagerung und Einengung des Foramen Monroi. Während diese Öffnung im früheren Stadium trotz ihrer relativen Grösse, in fronto-occipitaler Richtung genommen, noch ziemlich weit vor dem Recessus opticus lag, ist jetzt das Verhältnis dieser beiden Gebilde zueinander ein derartiges, dass der Recessus opticus basal und rostral vom verengten Foramen Monroi liegt. Es hat sich sozusagen der Opticus unter dem Foramen Monroi nach vorne hin weggeschoben. Diese Veränderung geht Hand in Hand mit der Aufrichtung der Paries terminalis und der bedeutenden Höhenzunahme der lateralen Derivate des Torus transversus, der Corpora striata. Die schon früher beschriebene Zunahme der Entfernung zwischen dem unteren Rand des Foramen Monroi und dem Opticus hat in diesem Stadium grosse Fortschritte gemacht. Das Foramen interventriculare ist, wie erwähnt, stark eingeengt und wird an seinem cranialen Rand von der ganz kurzen Prominentia tegmenti begrenzt. Daran schliesst sich lateralwärts abbiegend das innere Stück der Prominentia telodiencephalica, an deren lateralem Ende sich die

plumpe Verstülpung des Plexus chorioideus (Pl. ch.) findet. Hinten wird das Foramen Monroi vom absteigenden Stück der Prominentia telodiencephalica begrenzt, an der basalen Seite vom mächtig entwickelten Torus transversus. Durch das Wachstum des letzteren ist die Prominentia telodiencephalica an der Umrandung des Foramen interventriculare nur ein ganz kleines Stück beteiligt geblieben. Die vordere Grenze stellt die nunmehr ganz schmale, zwischen den beiden einander ganz nahe gerückten Hemisphären gelegene Paries terminalis vor. Diese selbst geht ohne scharfe Grenze in die Decke über.

Die beiden Foramina Monroi (F. M.) sind einander in ihrer vorderen Circumferenz ebenso wie die beiden medialen Hemisphärenwände ganz nahe gerückt, während ihre hinteren Ränder noch ziemlich weit voneinander abstehen.

Die Fissura chorioidea, welche von hinten her den Raum des Foramen Monroi einengt, entwickelt sich, wie die Durchsicht der Serie lehrt, derart, dass sie im vorderen Abschnitt aus dem Sulcus tegmenti selbst, hinten aber oberhalb dieser Furche entsteht, und hier die mediale Hemisphärenwand einschneidet.

Der Torus transversus (T. tr.), welcher schon in früheren Stadien in seinem lateralen Anteil eine deutliche Verdickung gezeigt hat, hat in diesem Stadium in seinem Dickendurchmesser noch bedeutend zugenommen und ist ausserdem noch insoferne eine Veränderung eingegangen, als sich sein Verlauf gegenüber dem in früheren Stadien ganz auffällig verändert hat. Während nämlich diese Prominenz früher an der basalen Seite des Gehirnrohres von unten her sichtbar war, und dementsprechend am Medianschnitt fast vollkommen in fronto-occipitaler Richtung verlaufend darstellbar war, ist in diesem Stadium an der basalen Fläche des Gehirns von diesem Abschnitt nichts mehr zu sehen. Deshalb sieht man auch am Medianschnitt, dass sich die Querschnittfigur des Torus in ihrer Längsachse nicht mehr in horizon-

taler, also in fronto-occipitaler, sondern in fast lotrechter, also dorsoventraler Richtung erstreckt. Es hat sich, wie ersichtlich, der Torus transversus um eine frontale Achse gedreht, sich gleichsam aufgerichtet, ein Umstand, welcher das mächtige Wachstum des aus diesem unpaaren Hirnanteil hervorgehenden Ganglienapparates in dorsoventraler Richtung illustriert. Gleichzeitig mit diesem Vorgang hat sich naturgemäss die am vorderen Rand des Torus befindliche Übergangsstelle der vorderen Wand des Telencephalon in die basale, bisher vom Torus gebildete, dorsalwärts verschoben, womit eine Verkürzung der vorderen Wand des Ventriculus impar einhergeht. Während nämlich noch im früheren Stadium die Basis mit dem Torus transversus und die vordere Wand des Telencephalon impar, Paries terminalis, fast in einer Flucht gelegen, schief von vorne oben, das ist von dem vorderen Rand der Paraphyse nach hinten unten, d. i. bis zum basalen Einschnitt des Sulcus telodiencephalicus, abfiel, ist in diesem Stadium durch die Aufrichtung der Basis der Torus zur vorderen Wand geworden und die Paries terminalis steigt nun von unten vorne nach hinten oben zur Paraphyse auf. Gleichzeitig ist die Paries terminalis aber auch viel kürzer geworden.

Die Aufrichtung des Torus transversus und die Höhenzunahme der Ganglienhügel, ferner die Verkürzung der Paries terminalis zusammen mit dem Wachstum des Hemisphärenhirns in craniocaudaler Richtung haben naturgemäss die topographischen Beziehungen dieser Gebilde untereinander bedeutend geändert. Während früher die der zukünftigen Regio olfactoria entsprechende Hemisphärenpartie rostral vom Torus terminalis gelegen war, liegt sie jetzt an der ventralen Seite desselben. Die früher hinter dem Hemisphärenhirn gelegene Basis des Telencephalon impar ist nun zwischen die beiden Hemisphären hinein gerückt.

Im Bereiche der medianen Einschnürung zwischen den beiden

symmetrischen Derivaten des Torus transversus — Ganglienhügel — ist es zur Differenzierung einer Commissur gekommen. Ihr Querschnitt ist im Modell durch die rote Farbe gekennzeichnet. Diese aus der Basis des Telencephalon impar hervorgegangene Commissur, Commissura anterior (C. a.), verbindet zunächst nur die beiden Ganglienhügel oder lässt sich zumindest nicht weiter verfolgen. Die Commissura anterior ist also die Commissur des Torus transversus, respektive seiner Derivate.

Oberhalb der oberen Circumferenz des Foramen Monroi wird die vordere Wand des Telencephalon ziemlich plötzlich dünn, und geht ohne scharfe Grenze in die Paraphysenausstülpung über. Die Paraphyse (P.) selbst reicht von der dünnen Decke der Pars parencephalica durch ein schmales Mesodermlager geschieden, ziemlich weit nach hinten. Sie zeigt am Schnitt bereits eine Reihe von Ausstülpungen, welche aber im Modell der Einfachheit halber weggelassen wurden.

An der Pars parencephalica fällt zunächst die scharfe Abgrenzung der Decke von der lateralen Wand auf. An der Grenze zwischen beiden verläuft nämlich eine seichte Längsfurche. Die Decke reicht von der hinteren Umrandung der Paraphyse, d. i. vom Velum transversum (V. tr.) bis an die Ausstülpungsstelle der Epiphyse.

Die laterale Wand des Diencephalon trägt eine tiefe von vorne oben nach hinten unten verlaufende Furche, welche sich in ihrem oberen Abschnitt ein wenig verflacht und gegen das Foramen Monroi zieht. Diese Furche trennt die Regio thalamica (Th.) von der darunter gelegenen Regio hypothalamica und entspricht dem hier zum erstenmal zweifellos nachweisbaren Sulcus Monroi. Basal von der gegen den Ventrikelhohlraum vorgetriebenen Regio hypothalamica vertieft sich der Ventrikel wieder lateralwärts und bildet das geräumige Infundibulum. An diesem lässt sich eine gut abgegrenzte cere-

brale Hypophysenausstülpung (Hy.) nachweisen. Hinten trägt das Infundibulum] den Recessus mammillaris. Vor dem Infundibulum in der Regio optica befindet sich an der Basis das Chiasma opticum (Ch.) und die Commissura postoptica (C. p. o.). Das dem Chiasma und der Commissur angehörige Fasersystem springt gegen den dritten Ventrikel vor, so dass die Infundibulumausstülpung nach vorne scharf abgegrenzt erscheint. An der vorderen Circumferenz dieser Vorstülpung sieht man noch eine ganz kurze schmale Spalte als letzten Rest der ehemaligen Opticusausstülpung (O. S.). Das topische Verhalten dieser Spalte zum Chiasma zeigt, dass sich die Opticusfasern an der hinteren unteren Circumferenz des früher weiten offenen Opticusstieles anlagern. Die Spalte liegt bereits im Recessus opticus, dessen vordere Wand schwach rostralwärts ausgebogen, direkt nach oben gegen den Torus transversus aufsteigt, von welchem dieselbe deutlich abgrenzbar ist.

Am vorderen Rand der Epiphyse ist die schwache Commissura habenularum (C. h.) vorhanden, unmittelbar hinter der Epiphyse, entsprechend der Decke des Synencephalon, hat sich gleichfalls eine Commissur differenziert, deren fronto-occipitaler Durchmesser verhältnismässig lang ist. Es handelt sich hier um die Commissura posterior (C. p.) Der Übergang der Pars synencephalica gegen das Mesencephalon ist an der Decke nicht markiert, doch lässt er sich bei der Durchsicht der Serie durch die Differenz im Schichtenbau der Wand deutlich nachweisen. Während nämlich das Mesencephalon aus zwei verschieden gefärbten Zellschichten, welchen aussen ein dicker Randschleier aufliegt, besteht, ist an der Pars synencephalica nur der Randschleier und eine einheitlich gefärbte Zellschicht vorhanden.

Die Verschiebung des gesamten Mesencephalon gegenüber der hinteren Scheitelkrümmung, welche schon beschrieben wurde, ist am Medianschnitt gut nachweisbar. Die hintere Be-

grenzung des Mittelhirnhohlraumes bildet die stark vorspringende Prominentia mesorhombencephalica. In ihr sieht man den Querschnitt der Trochleariskreuzung (Tr.) und den Anfang der Commissura cerebellaris (C. c.).

Entsprechend der starken basal gerichteten Knickung des Rhombencephalon findet sich eine weite, nach aussen gerichtete Ausbuchtung an der Seitenwand des vierten Ventrikels als Anlage des Recessus lateralis (R. l.). Hier zeigt sich auch an der Decke die erste Andeutung des Plexus chorioideus (Pl. ch. IV). Die Grenzfurche zwischen der dünnen eingesunkenen Decke und der lateralen Wand ist stark vertieft. In der Mitte des Rautenhirnbodens verläuft eine Längsfurche. Zwischen dieser und der seitlichen Grenzfurche ist der Boden ventrikelwärts aufgewulstet.

Differenzierung der Gehirnwand.

In diesem Stadium treten zum ersten Male im Bereiche der Gehirnwände nicht nur deutlich nachweisbare Fasermassen auf, sondern man sieht schon an verschiedenen Stellen die Zellen zu Haufen geordnet, welche den zukünftigen Ganglien entsprechen. So sieht man zunächst solche Anhäufungen am Boden des Rhombencephalon, die ersten Andeutungen der Nervenkerne darstellend.

Am vorderen Hemisphärenpol befindet sich basalwärts eine breite Faserschicht. Das Lumen des bis hierher reichenden Ventriculus lateralis ist am Querschnitt kreisrund, und ist von einer schmalen, sehr zellreichen dunkel gefärbten Zone umrandet. Diese Randzone findet sich überall als Wand des Ventriculus lateralis. An der medialen Hemisphärenwand hat sich eine deutliche Faserschichte differenziert, welche nach hinten bis an die Fissura chorioidea, respektive bis an den Sulcus tegmenti reicht. Gleichzeitig ist dieser vordere Abschnitt der medialen

Hemisphärenwand mächtig verdickt und bildet die schon früher beschriebene septale Verdickung. Diese selbst besteht aus einem dicht gedrängten Zelllager. In jenem Abschnitt der Hemisphären, welcher rostral von der Paries terminalis gelegen ist, reicht die Faserschicht längs der medialen Hemisphärenwand weiter basalwärts als in der Gegend des Foramen Monroi und der Fissura chorioidea. An dieser Stelle ist die Faserschicht noch ausserdem ziemlich scharfrandig abgesetzt. Sowohl die Decke des Ventriculus impar als auch die Paries terminalis bleiben vollkommen frei von Fasern. Erstere besteht aus einer einreihigen Zellschichte, letztere ist etwas dicker und zeigt mehrere Reihen von Kernen. Am hinteren Pol der Hemisphäre lassen sich zwei Schichten nachweisen: eine innere kernreiche, den Ventrikel begrenzende, und eine äussere lichtere, also kernärmere. Die mediobasale Wand der Hemisphären ist sehr dünn und besteht nur aus der inneren Schichte. Die beiden lateralen Abschnitte des Torus transversus sind sehr zellreich, ohne dass man in ihnen irgend eine specielle Anordnung wahrnehmen könnte. Zwischen diesen beiden Anlagen der Corpora striata lässt sich, den medianen Anteil des Torus durchbrechend, der lichte Faserstreifen der Commissura anterior verfolgen. Es gelingt aber nicht, diese Commissur über die Corpora striata hinaus zu verfolgen.

An der lateralen Wand des Diencephalon befindet sich eine mächtige Faserschicht, welche sich teilweise bis in den Opticus verfolgen lässt. Die Basis des Diencephalon ist dünn und besteht nur aus grauer Substanz, wenn man von der Commissura postoptica absieht. Die Decke wird von einer einreihigen Epithelschicht gebildet.

An der dorsalen und an der lateralen Wand des Mesencephalon bemerkt man eine starke Verbreiterung der weissen Substanz, während an der dem Hohlraum zugekehrten Seite eine breite zellreiche Schichte vorhanden ist. Entsprechend dem

vorderen Ende des Mesencephalon wird die innere Schicht auffällig schmal. Am Übergang in das Synencephalon tritt insoferne plötzlich eine Änderung ein, als nun die innere Zellschicht ganz unvermittelt breit wird. Die Commissura posterior nimmt hier ein ziemlich grosses Areale für sich in Anspruch und lässt sich deshalb in vielen Schnitten nachweisen. Die Commissura habenularum ist gleichfalls stark entwickelt, das Ganglion habenulae repräsentiert sich als eine deutlich begrenzte runde Zellanhäufung. Im Bereiche der Mittelhirnhemisphären lassen sich drei Schichten nachweisen: eine innere zellreiche, sehr dunkel gefärbte, eine mittlere zellärmere, lichtere und schliesslich eine äussere Faserschichte. Zwischen der ersten und der zweiten Schichte sieht man einen äusserst zarten lichten Streifen. Durch diese eigentümliche Anordnung ist das Mesencephalon schon in diesem Stadium histologisch charakterisiert. In der Tiefe des Sulcus mesorhombencephalicus sieht man die Trochleariskreuzung und die Commissura cerebellaris.

Der Boden des Rhombencephalon zeigt wieder mächtige Faserung, zwischen der sich die ersten Andeutungen der Hirnnervenkerne nachweisen lassen. Die Decke ist dünn, an der Einstülpungsstelle des Plexus chorioideus befindet sich ein einzelliges Epithel.

Stadium VI.

Der Embryo hat eine grösste Länge von 8 mm und eine Kopflänge von 6 mm. Er gleicht ziemlich dem Embyro 123 der Peterschen Normentafel, Figur 32. Es zeigen sich natürlich Verschiedenheiten, entsprechend der Differenz in der Species. Der äussere Gehörgang ist beim Gecko um diese Zeit tiefer, die Extremitätenenden sind relativ weiter entwickelt, die Lidspalte grösser. Ebenso ist die Prominenz des Mesencephalon

bedeutend stärker, während die Schnauze kürzer ist und steiler abfällt als bei Lacerta. Dadurch erscheint der ganze Kopf kürzer und die Augen verhältnismässig grösser. Die Zehen sind an beiden Extremitäten mehr isoliert und zeigen schon die für den Gecko charakteristische Verbreiterung. Die Schädelkapsel ist knorpelig, die Wirbelbogen aneinandergeschlossen. Am Unter- und am Oberkiefer, sowie an der Clavicula Knochenanlage. Die knorpelige Ohrkapsel ist vollkommen geschlossen, die Paukenhöhle weit, das Trommelfell dünn. Die Cornea ist relativ dünn, die Lider als deutliche Falten sichtbar. Es findet sich nicht nur in der Retina, sondern auch im Nervus opticus Pigment. Der Naseneingang ist epithelial geschlossen. An der Lunge zeigen sich secundäre Sprossen. Die Thyreoidea hat einen drüsigen Bau. Die Müllerschen Gänge erreichen die Cloake noch nicht. Das Modell wurde in 75 facher Vergrösserung hergestellt. Zu diesem Stadium gehören die Figg. 13, 14, 15 auf Taf. 44/45, 19 und 20 auf Taf. 46/47.

Profilansicht (Fig. 13).

Die Fortentwickelung des Gehirns kennzeichnet sich in diesem Stadium vor allem durch die Dickenzunahme der Hemisphärenwand, durch die deutlich werdende Abgrenzung des Lobus olfactorius und durch die starke Entwickelung der Commissuren. Ausserdem aber hat sowohl die Scheitelkrümmung als auch die Brückenkrümmung derart zugenommen, dass das Rhombencephalon U förmig gestaltet ist, und dass sein vorderer Schenkel mit dem Infundibulum in Berührung gekommen ist.

Besichtigt man das Modell in der Profilansicht, so fällt zunächst die bedeutende Längenzunahme der Hemisphären auf. Diese Vergrösserung der Längsachse ist sowohl in rostraler als auch in occipitaler Richtung vor sich gegangen. Der im

früheren Stadium stumpfe vordere Pol der Hemisphäre ist nämlich bedeutend gewachsen und hat sich verjüngt. Der Übergang aus der Hemisphäre in den verjüngten Anteil ist dorsal ein ganz allmählicher, während ventral die Übergangsstelle durch eine deutliche Furche gekennzeichnet ist. Diese Furche stellt den ventralen Schenkel des Sulcus telodiencephalicus (S. t.-d.) dar. Vor der Furche liegt an der Basis des Lobus olfactorius ein ziemlich breites flaches Feld, das nach aussen allmählich in die seitliche Hirnfläche, nach innen ziemlich steil in die mediale Fläche des vorderen Hirnpoles übergeht. Wir haben wohl hier jene basal an der Wurzel des Lobus olfactorius gelegene Fläche vor uns, welche Edinger am Reptiliengehirn als Area olfactoria (A. o.) bezeichnet hat. Von ihr zieht gegen das vordere Olfactoriusende eine stumpfe Kante. Die seitliche Fläche und der occipitale Pol des Hemisphärenhirns sind stark vorgewölbt. Dadurch ist der dorsale Schenkel des Sulcus telodiencephalicus stark vertieft und zu einem Spalt verengt.

Das Diencephalon ist in die Länge gezogen, seine hintere Partie, namentlich die sehr schmal gewordene Pars synencephalica eingesunken. Anschliessend an die Area olfactoria, von ihr nur durch den seichten Sulcus telodiencephalicus geschieden, liegt eine Prominenz, welche basalwärts bis in das Chiasma opticum reicht und weiter rückwärts gegen den Tractus opticus durch eine ziemlich tiefe Furche (v. G. o.) geschieden wird. Die Furche selbst fliesst an ihrem occipitalen Ende mit dem Sulcus telodiencephalicus zusammen. Die so begrenzte Prominenz ist, von der Seite gesehen, beiläufig dreieckig, entspricht dem Recessus opticus (R. o.). An ihn schliesst sich basalwärts eine dem Tractus opticus entsprechende Vorwölbung an, welche hinten selbst wieder durch eine seichte Furche (h. G. o.) gegen die kuppelartig vorgetriebene Infundibularregion geschieden ist. Diese berührt infolge der starken Abknickung des Hirnrohres

mit ihrer hinteren Wand die Basis des Rhombencephalon. Am Übergang der unteren Wand des Infundibulum in die hintere liegt die Hypophysenausstülpung (Hy.). Hinter dem Infundibulum nimmt der Höhendurchmesser des Hirnrohres stark ab, und so entsteht das halsartige Verbindungsstück mit dem Mesencephalon. An diesem Verbindungsstück ist der ganze hintere Anteil des Diencephalon beteiligt. Die Pars synencephalica ist gegen ersteres nicht mehr geschieden. Eine Grenze lässt sich nur am Hirndach durch die Stelle der Epiphysenausstülpung (E.) bestimmen. Die Pars synencephalica repräsentiert eine ganz schmale gürtelförmige Zone, ein Verhalten, das man aus der Annäherung des Epiphysenursprunges an den Sulcus diamesencephalicus erschliessen kann.

Die im früheren Stadium noch relativ einfach gebaute Decke des Diencephalon zeigt nun weitgehende Komplikationen. Die gesamte Pars parencephalica (P. p.) hat sich erhoben und ist durch eine gut ausgeprägte Furche, welche in fronto-occipitaler Richtung verläuft, gegen die Seitenwand geschieden. Der die beiden Hirnteile abgrenzende Sulcus ist bei der Betrachtung des Hirns von der Seite her deutlich sichtbar. Sein hinteres Ende biegt medialwärts ab und vereinigt sich, von dem sackartig überhängenden hinteren Ende des Parencephalon gedeckt, mit dem der anderen Seite. Der rückwärtige Anteil des Parencephalon hat sich nämlich noch weiter abgesetzt und bildet eine bis in die Region der Epiphyse reichende Ausstülpung, das Paraphysenpolster (P. pl.). Die Paraphyse (P.) stellt von der Seite gesehen einen langen, dem Polster eng anliegenden weit nach hinten reichenden vielfach verzweigten Schlauch dar. Auch das Paraphysenpolster ist nicht glattwandig. Im Modell sind die beiden Gebilde wohl in ihrer natürlichen Grösse und Lage wiedergegeben, doch sind die Ausbuchtungen der Einfachheit halber weggelassen.

Über das Mesencephalon (M.) ist nur wenig zu be-

richten. Es ist nach vorne durch den Sulcus diamesencephalicus, nach hinten durch den Sulcus mesorhombencephalicus begrenzt. Beide Furchen sind deutlich ausgeprägt, die vordere endet an der Spitze der scharf abgebogenen Scheitelkrümmung. Aus diesem Verhalten kann man den Grad der relativen Verschiebung der Mesencephalonkuppe gegenüber der Basis beurteilen.

Das Rhombencephalon ist entsprechend der starken Zunahme der Brückenkrümmung U-förmig abgebogen. Basis und Seitenwand sind wulstförmig vorgetrieben, die Decke des Rhombencephalon ist in eine vordere und in eine hintere Partie gegliedert. Die vordere ist vorgetrieben, stellenweise gewulstet und nach oben gegen das Mesencephalon gewachsen (Kleinhirnwulst). Zwischen dem ventrolateralen Anteil der Basis und dem nach aufwärts gerichteten Kleinhirnwulst hat sich eine ziemlich tiefe Furche Sulcus rhombocerebellaris (S. rh. c.) etabliert, welche nach oben in den Sulcus mesorhombencephalicus übergeht, in dessen Tiefe der Nervus trochlearis (N. IV) entspringt. Durch die erst beschriebene Furche wird der Kleinhirnwulst weiter lateralwärts von der Basis des Rautenhirns abgegrenzt. Die hintere Hälfte des Rautenhirndaches ist tief eingefallen und hat, wie wir noch bei der Betrachtung des Hirninnern sehen werden, eine gegen den vierten Ventrikel gerichtete Oberflächenvergrösserung in Form des Plexus chorioideus erfahren. Von aussen ist hier nur eine tiefe Spalte sichtbar. Nur das caudale Ende der dünnen Decklamelle, welches blindsackartig vorgebuchtet ist, ist bei Seitenansicht nachweisbar.

Besichtigt man das Modell von oben (Fig. 15), so sieht man zunächst die birnförmige Gestalt der Hemisphären. Diese haben sich knapp vor dem Übergang in den Lobus olfactorius einander fast bis zur Berührung genähert und divergieren von hier an sowohl nach vorne, als auch nach hinten. Zwischen

den beiden Hemisphären, in dem mit seiner Spitze nach vorne gerichteten Dreieck, dem medialen Hemisphärenkontur angeschlossen, kommt ein schmaler sich nach hinten immer mehr verlierender Streifen von Hemisphärenwand zum Vorschein.

Dieser Streifen ist peripherwärts durch eine seichte Furche abgegrenzt, und geht nach innen in den dünneren basalen Anteil der Hemisphäre über. Die Furche ist als Bogenfurche, der Rand selbst als Randbogen (H. R.) aufzufassen.

In dem Winkel zwischen den beiden Randbogen liegen zu jeder Seite der Medianlinie je zwei circumscripte Vorwölbungen. Die beiden vorderen sind klein (X.), erheben sich mit ihrem hinteren Rand stärker, und flachen nach vorne zu allmählich ab. Sie sind auch in der Mittelebene nur undeutlich voneinander geschieden. Die beiden hinteren Prominenzen sind grösser und ringsum durch je eine circuläre Furche umgrenzt (Div.). Während die ersten beiden, wie wir noch am Medianschnitt sehen werden. solide Verdickungen des Hemisphärenrandes darstellen, bilden die beiden hinteren Vortreibungen hohle Blasen, welche aus der Decke des Telencephalon unmittelbar vor der Fissura chorioidea vorgestülpt sind. Zwischen den beiden hinteren Höckern kommt die Paraphyse (P.) zum Vorschein, und zieht von hier occipitalwärts. In der Ansicht von oben zeigt sich auch die Form der Pars parencephalica (P. p.), sowie die des Paraphysenpolsters (P. pl.). Hinter letzterem erscheint die Epiphyse (E.), an die sich eine breite, die beiden lateralen hemisphärenartigen Ausstülpungen des Mesencephalon scheidende Furche anfügt, Sulcus mesencephali medianus (S. M.).

Die dorsale Wand der rechten Hemisphäre wurde am Modell entfernt, um den Ventriculus lateralis und seine Wände zu zeigen. Man sieht zunächst die mächtige Vorwölbung der medialen Hemisphärenwand gegen das Ventrikellumen. Sie beruht auf Dickenzunahme der Hirnwand selbst. Die Verdickung war schon im früheren Stadium angedeutet, hat aber

in diesem bedeutend zugenommen. Diese septale Vorwölbung (S. v.) reicht nach hinten über das stark eingeengte Foramen Monroi hinaus. An der lateralen basalen Ventrikelwand wölbt sich der Ganglienhügel, Corpus striatum (C. str.), vor. Er erhebt sich immer mehr, je weiter nach rückwärts er die laterale Wand des Ventrikels bilden hilft, und ist an seinem hinteren Ende von einer deutlichen Furche begrenzt. Während vor dem Foramen Monroi die Septumverdickung und das Corpus striatum einander fast bis zur Berührung genähert sind, so dass der Ventrikel nur einen capillaren Spalt darstellt, erweitert sich die Hirnhöhle am Foramen Monroi und vergrössert sich von hier an kontinuierlich nach hinten. Die Lagebeziehung des Foramen Monroi zum Ventrikel ist durch die eingeführte Sonde kenntlich gemacht. Der kleine Plexus chorioideus wurde im Modell nach Eröffnung des Ventrikels entfernt.

Medianschnitt (Fig. 14).

Die bei der Beschreibung der Aussenfläche des Gehirns für dieses Stadium besonders charakteristischen Veränderungen sind auch am Medianschnitt deutlich nachweisbar. An demselben sieht man die stark ausgeprägte Scheitel- und Brückenkrümmung, weiters die Dickenzunahme einzelner Abschnitte der Hirnwände, sowie den Fortschritt in der Entwickelung der Commissuren Am auffälligsten ist die Umlagerung in dem gegenseitigen Verhältnisse zwischen Telencephalon und Diencephalon, eine Veränderung, welche vor allem durch die Form und die Lage der Paries terminalis respektive des Torus transversus zum Ausdruck gelangt.

Der Lobus olfactorius geht an der medialen Hirnfläche allmählich in das Hemisphärenhirn über. Unmittelbar hinter dem frontalen Hemisphärenpol ist die mediale Fläche deutlich abgeplattet. Hier liegen auch die beiden Hemisphären,







wie dies die Ansicht von oben lehrt, nahe aneinander, ein ganz schmales bindegewebiges Septum, die Sichel, zwischen sich fassend. An dem hinteren Ende dieser planen Fläche hat sich eine seichte Vertiefung etabliert, welche nach rückwärts, dort wo die Hemisphären divergieren, sich allmählich vertieft und verbreitert (Bogenfurche F. a.). Diese Furche grenzt hinter dem Foramen Monroi einen schmalen mehr horizontal gestellten Abschnitt des Hemisphärenrandes ab, welcher in der Ansicht von oben bereits beschrieben wurde, Randbogen. Dieser kommt dadurch zu stande, dass sich die Hemisphärenwand, respektive die in ihr gelegene Faserschichte ganz plötzlich verdickt, ohne dabei mit dem auf dieselbe Weise entstandenen Wulste der gegenüberliegenden Hemisphäre in Berührung zu treten. Das rostrale Ende dieses Wulstes enthält eine ganz circumscripte Einlagerung von Zellen, welche über das Niveau ein wenig hervorragen, die schon beschriebenen vorderen Höckerchen (X) darstellen. Vor den Höckerchen traversieren die Commissurenfasern die Mittellinie. Auf das genauere Verhalten dieses Hirnabschnittes soll später bei der Beschreibung der Schnittserie noch zurückgekommen werden.

Der Torus transversus (T. tr.) grenzt sich gegen die Hemisphäre scharfrandig in Form einer ganz feinen, seichten Furche ab. Nur in der Region dorsal vom Foramen interventriculare wird diese Grenze insoferne undeutlicher, als hier jederseits neben der Medianlinie je eine kleine höckerartige Auflagerung erscheint. Letztere wurde eben besprochen. Besichtigt man nun das Foramen Monroi, so zeigt sich, dass es einen beiläufig Yartigen Spalt bildet, dessen Stamm rostralwärts, dessen Schenkel occipitalwärts gerichtet sind. Die hintere Hälfte des Foramen Monroi besteht demnach aus zwei Etagen, welche voneinander durch die Vorstülpung des Plexus chorioideus geschieden sind. Aus dem oberen Schenkel gelangt man nach aussen in den Ventriculus lateralis, nach hinten und oben

aber in ein eigentümliches Divertikel, in der Decke des Ventriculus impar. Dieses Divertikel (Div.), welches die Ursprungsstelle der Paraphyse nach hinten überragt, ist identisch mit dem bei der Ansicht von oben beschriebenen hinteren Höcker und stellt eine Ausbuchtung der Decke des Telencephalon vor, da es noch vor dem Velum transversum gelegen ist.

Dort, wo der Einschnitt des ventralen Sulcus telodiencephalicus an der Medianebene sichtbar wird, beginnt der Torus transversus, dessen Medianschnitt schwach Sförmig gebogen, sich zunächst allmählich verbreitert, um knapp oberhalb des oberen Schenkels des Foramen interventriculare in die dünne epitheliale Decke der Paraphyse überzugehen. Die Verfolgung der Querschnittserie lehrt, dass der rostrale Anteil des Torus von Fasern frei ist. In der planen medialen Hemisphärenwand ziehen hier wohl in dorsoventraler Richtung Fasern bis an den Torus heran, sie erreichen aber die Mittelebene nicht, oder lassen sich zu mindest nicht bis in dieselbe verfolgen. Im Bereiche der hinteren Hälfte des Torus transversus hat sich ein mächtiges Commissurensystem entwickelt, dessen Querschnitt die im Modell wiedergegebene plump bohnenförmige Gestalt besitzt. An der dorsalen Seite, noch mehr aber an der dem Ventrikel zugekehrten ist das Fasergebiet durch einen Belag von Ependymzellen oberflächlich gedeckt. Nach rückwärts reicht das Commissurenfeld, dessen Abgrenzung gegen die celluläre Hirnschicht allmählich ungenauer wird, nicht bis an das hintere Ende des Torus, sondern endet schon früher beiläufig an der Stelle, an welcher die vorderen Höckerchen von oben gesehen sichtbar werden. Hinter dem Foramen Monroi befindet sich der feine Zugang zu der langgestreckten, vielfach verzweigten, mit der Decke des Diencephalon parallel verlaufenden Paraphyse. Die Communicationsstelle derselben mit dem ventriculären Hohlraum wird seitlich von der Prominentia chorioidea — so müsste man die dem Sulcus chorioideus entsprechende, gegen

den Hirnraum gerichtete Vorwölbung bezeichnen —, hinten vom Velum transversum (V. tr.) begrenzt. Unmittelbar dahinter beginnt die dünne Decke der Pars parencephalica. Die Umbiegungsstelle entspricht dem Velum transversum. Von einer Commissura pallii posterior seu Commissura veli ist nichts zu sehen.

Die einzelnen Wände des Diencephalon zeigen folgende Eigentümlichkeit: die basale Wand ist entsprechend ihrer Anfangsstelle an der hinteren Scheitelkrümmung relativ dick, verjüngt sich allmählich in ihrem Zuge nach vorne und unten, und biegt an der Stelle der Hypophysenausstülpung (Hy) ziemlich plötzlich nach vorne ab. Vor der Ausbuchtung des Infundibulum (I.) befindet sich das mächtige Chiasma opticum (Ch.) und die Commissura postoptica (C. p. o.). Diese ist so stark entwickelt, dass die vordere Wand des dritten Ventrikels durch sie ventrikelwärts vorgestülpt erscheint. Vor dieser Stelle befindet sich der geräumige Recessus opticus (R. o.), dessen vordere Wand rostralwärts ausgebuchtet, den dünnsten Wandbestandteil des Diencephalon repräsentiert. Der Recessus reicht nach aufwärts bis an den basalen Schenkel des Sulcus telodiencephalicus. Sowohl oberhalb als auch unterhalb des Chiasma befindet sich eine deutliche Grenzfurche.

Die dünne Decke der Pars parencephalica setzt sich gegen die laterale Wand des dritten Ventrikels mit einer scharfen Furche ab, die Decke selbst ist nach hinten blindsackartig ausgestülpt und bildet so das Paraphysenpolster (P. pl.). Unmittelbar unterhalb dieser Ausstülpung wird der Querschnitt der Hirndecke ganz plötzlich dick und enthält die Commissura habenularum (C. h.). Unterhalb derselben liegt die solide Verbindung der Hirndecke mit der Epiphyse (E.) Von diesem Verbindungsstück bis zum Einschnitt des Sulcus diamesencephalicus reicht die in diesem Stadium von innen her deutlich abgrenzbare Pars synencephalica. Die Decke derselben ist relativ dick. Seitwärts neben dem Eingange zur Höhlung

des Paraphysenpolsters ist die laterale Wand der Pars parencephalica wulstförmig vorgetrieben. Diese Prominenz entspricht einer gleichartigen, an der Aussenfläche befindlichen. Die auf diese Weise entstandene, ganz circumscripte Wandverdickung repräsentiert das Ganglion habenulae.

Der Ventriculus tertius stellt, wenn man von dem Recessus opticus und dem Infundibulum absieht, in seiner vorderen Hälfte einen ganz schmalen, fast capillaren Spalt dar, in der hinteren Hälfte berühren sich die Seitenwände bis hoch hinauf, so dass auch hier von einem veritablen Ventrikelraum nicht die Rede sein kann. Nur unmittelbar unter der dünnen Decke, dort wo die beiden Seitenwände weit auseinander weichen, befindet sich ein niederer, aber sehr breiter Hohlraum, der die gesamte Länge der Pars parencephalica einnimmt. Nach hinten setzt er sich in das Lumen des Paraphysenpolsters fort, während er nach vorne mit dem zwischen den beiden Foramina Monroi gelegenen Ventriculus impar communiciert.

Der Ventriculus impar reicht vom Velum transversum bis an das vordere Ende des Foramen Monroi; seine Decke wird im vordern Bereiche von der unteren Fläche des Torus transversus, im rückwärtigen von der dünnen daran anschliessenden Paries terminalis an ihrer Übergangsstelle in die Paraphyse gebildet. Der Ventriculus impar geht nach abwärts in den Sulcus Monroi über, während er zu beiden Seiten durch das Foramen interventriculare mit dem Ventriculus lateralis in Verbindung steht. Seine Decke ist in der Mitte zur Paraphyse erhoben, während rechts und links die beiden divertikelartigen bereits beschriebenen Aussackungen liegen.

Die Grenze des Mesencephalon nach vorne wird durch den Sulcus, respektive durch die Prominentia diamesencephalica gebildet. Hier befindet sich der Querschnitt der Commissura posterior (C. p.), welcher allerdings noch in das Gebiet der Pars synencephalica hineinreicht. Die hintere Grenze bezeichnet die

stark vorspringende Prominentia mesorhombencephalica, in welcher die Trochleariskreuzung (Tr.) und die Commissura cerebellaris (C. c.) sichtbar ist. Diese beiden Commissuren gehen am Querschnitt ineinander ohne scharfe Grenze über und geben eine beiläufig U-förmige Figur. Die an der Decke des Mesencephalon vorhandene, in der Aufsicht schon beschriebene Furche kennzeichnet sich am Sagittalschnitt dadurch, dass die Mesencephalon-Hemisphären die Schnittflächen nach oben weit überragen.

Am Boden des Rhombencephalon zeigt sich die starke Knickung und die Dickenzunahme der Wand. Die Basis des Rautenhirns hat dementsprechend beiläufig U-Form angenommen. Die Decke des vierten Ventrikels zerfällt in einen dickeren vorderen Abschnitt und in einen dünneren rückwärtigen. Ersterer stellt die Kleinhirnplatte (c.) dar, letzterer die dünne epitheliale Decke des vierten Ventrikels, an welcher der schon weit in den Hohlraum hineinragende vielfach verzweigte Plexus chorioideus (Pl. ch. IV) sichtbar ist. Die ventrolaterale Fläche ist wulstförmig vorgetrieben und bildet mit dem dünnen dorsolateralen Anteil eine deutliche Grenzfurche, welche in der Höhe der basalen Abknickung in den nach aussen weit vertieften Recessus lateralis abfällt.

Differencierung der Gehirnwand. (Figg. 19 u. 20.)

Da bei der Besichtigung der Schnittserie eine Reihe von Befunden erhebbar sind, welche für die Entwickelungsgeschichte der Commissuren am Geckogehirne von Bedeutung sind, so ist es notwendig, diese Serie des genaueren zu beschreiben. Im allgemeinen charakterisiert sich dieses Stadium durch die ersten Anzeichen der Differencierung im Bereiche der Hemisphärenrinde.

An der Mantelkante sieht man bei dem Verfolgen der

Serie von dem Foramen Monroi nach vorne die Differencierung der Hemisphärenwand schon so weit fortgeschritten, dass die mediodorsale Rindenplatte bereits deutlich erkennbar wird, während sonst nirgends im Bereiche der Hemisphärenwand eine weitere Sonderung oder Schichtung zu erkennen ist. In der Höhe des Foramen Monroi (F. M.) wird die caudal gelegene, durch ein dünnes, mesodermales Septum vom Diencephalon getrennte ventromediale Hemisphärenwand dicker und zellreicher. Ausserdem sieht man an der medialen Hemisphärenwand den Querschnitt der Bogenfurche. Der dorsal vom Foramen Monroi gelegene Anteil der medialen Gehirnwand, welche in Form der Septumverdickung ([S. v.] Fig. 20) gegen den Ventriculus lateralis stark vorgebuchtet ist, besteht, wenn man von einem schmalen ventrikelwärts gelegenen dunklen Saum absieht, fast nur aus weisser Substanz. Das Stück dieser Wand, welches zwischen dem Sulcus tegmenti und der auftretenden Bogenfurche gelegen ist, wölbt sich gegen die Sichelspalte vor und grenzt sich mit einem ganz scharfen Einschnitt sowohl innen als auch aussen gegen die Decke des Ventriculus impar ab. Verfolgt man die Serie von hier an rostralwärts, so gelangt man in die Region der früher beschriebenen vorderen Höckerchen (Fig. 20. X.). Diese erscheinen am Frontalschnitt als zwei circumscripte zellenreiche Auflagerungen auf der Decke des Ventriculus impar. Zwischen sie reicht noch, wie die Figur lehrt, ein feiner Fortsatz des mesodermalen Sichelgewebes, mit einem starken Blutgefäss, dessen Querschnitt deutlich sichtbar ist, hinein. An der lateralen Seite geht jeder dieser Körper in die bis hierher reichende weisse Substanz der medialen Hirnwand, ohne scharfe Grenze über. Einige Schnitte weiter rostral (Fig. 19.) sind die eben beschriebenen Zellansammlungen (X.) schon fast vollkommen von den Commissurenfasern (C. p. a.) durchbrochen, so dass nur einige wenige gegen die Sichelspalte gelegene Zellen übrig bleiben. Schon am nächsten Schnitte

verschwinden auch diese letzten Reste und es hat sich schon eine vollkommene Commissur etabliert. Diese von einer Hemisphäre zur anderen am Grunde der Mantelspalte verlaufende Faserlage der Commissura pallii anterior ist gegen den Ventriculus impar durch ein relativ breites zellreiches Band geschieden, während sie an ihrer dorsalen und ebenso an der anschliessenden Partie in der medialen Hemisphärenwand insofern unscharf begrenzt ist, als hier eine grosse Zahl von feinsten Fortsätzen des mesodermalen Sichelgewebes in ihren Bestand eindringt. Hat man auf diese Weise beim Verfolgen der Schnittserie in occipitofrontaler Richtung den vorderen Rand des Foramen Monroi passiert, so wird das Lager der Commissurenfasern immer mächtiger. Diese Fasern biegen in beiden Hemisphären sofort cranialwärts und verschwinden im Bereiche der mediodorsalen Rindenplatte. An dieses Commissurensystem schliesst sich ein stark aufgelichtetes Feld an, in welchem eine nach einer bestimmten Richtung verlaufende Faserart eigentlich nicht nachweisbar ist. Dieses Feld wird, wie das Verfolgen der Serie lehrt, an seinem basalen Rand von rein transversal verlaufenden Commissurenfasern begrenzt, welche sich jederseits bis in das Corpus striatum verfolgen lassen und die Commissura anterior darstellen. Beim Verfolgen der Serie sieht man auch, wie die Septumverdickung nach vorne mmer mächtiger wird und schliesslich so weit in den Hohlraum der Hemisphäre vorragt, dass der basale Anteil des Ventriculus lateralis vollkommen verschlossen wird.

Die zwischen den beiden Foramina Monroi gelegene Decke des Ventriculus impar ist rein epithelialer Natur und grenzt sich lateralwärts durch je eine deutliche Furche, Sulcus tegmenti, ab. Die epitheliale Decke lässt sich dabei in die schon beschriebenen bilateral symmetrischen, nach hinten gerichteten Divertikel verfolgen.

Die Decke des Ventriculus impar geht am Velum trans-

versum in die dünne Decke der Pars parencephalica über, doch ist dieser Übergang noch nicht durch irgendwelche Commissurenfasern charakterisiert. Von der Commissura pallii posterior ist demnach noch nichts nachweisbar.

Die Aneinanderlagerung der beiden lateralen Flächen des Ventriculus tertius ist eine so bedeutende geworden, dass zwischen den beiden Ventrikelwänden, welche durch je eine Zellreihe repräsentiert werden, sich auch mikroskopisch kein Spaltraum mehr nachweisen lässt.

Das Mesencephalon besteht aus drei Schichten, die innere und die mittlere sind durch einen deutlichen Faserbelag voneinander geschieden. An der Stelle der Commissura posterior hört diese Schichtung plötzlich auf, und es bleibt nur eine Ependymschicht, welche der Commissur an ihrer ventriculären Seite aufliegt. Die Commissura posterior ist ebenso wie die Commissura habenularum stark entwickelt. Das Ganglion habenulae ist vorspringend und gegen die Nachbarschaft scharf abgesetzt.

Auch im Kleinhirn tritt eine deutliche Schichtung auf. Sowohl die Kleinhirnlippen als auch die Ränder der Fossa rhomboidalis gehen ganz scharf in die epitheliale Decke des Ventriculus IV über.

Stadium VII.

Der Embryo hat eine Kopflänge von 7 mm. Er besitzt bereits die typischen Geckopfoten, hat Nägel an den Zehen, Andeutungen von Schuppen am Rumpf und an den Extremitäten, ebenso ist auch die Zeichnung schon angedeutet. Schädel relativ kurz, Schnauze steil abfallend, Augen gross, Lidspalte oval. Die Ohrkapsel zeigt noch keinerlei Verknöcherung, Retina geschichtet, Iris gut entwickelt. Die Pupille ist noch rund und nicht oblong und mit Kerben versehen, wie im nächst älteren Stadium und beim Erwachsenen. Im Ober- und

Unterkiefer Verknöcherung. Der Embryo gleicht ziemlich dem Embryo 125 der Peterschen Normentafel (Fig. 34). Das Modell wurde in 75 facher Vergrösserung hergestellt. Zu diesem Stadium gehören die Figg. 16, 17, 18 auf Taf. 44/45, 21, 22 und 23 auf Taf. 46/47.

Vergleicht man das Gehirn dieses Stadiums mit dem eines erwachsenen Gecko, so zeigt sich, dass der Unterschied nur mehr ein sehr geringer, gewiss nirgends mehr ein prinzipieller ist. Die einzelnen Wände des Gehirnrohres haben fast vollkommen ihre endgültige Gestalt angenommen oder sich zumindest soweit entwickelt, dass die einfache Grössenzunahme einzelner Teile jene herbeizuführen im stande ist. Daher ist auch die gegenseitige Topik der einzelnen Gehirnabschnitte der des erwachsenen Gehirns fast ganz gleich. Auch hier handelt es sich nur um Beibehaltung der schon gegebenen Wachstumsrichtung, um die endgültigen Verhältnisse herbeizuführen. Wir haben daher auf die Herstellung eines Modells von einem noch älteren Stadium verzichten können und wollen bei der Detailbeschreibung nur auf die allfälligen Unterschiede gegenüber dem Erwachsenen hinweisen.

Profilansicht.

Der Lobus olfactorius hat die endgültige Form fast vollkommen angenommen. Er verbreitet sich an seinem distalen Ende zum Bulbus (B. o.), während sein Mittelstück dünn ist und eine obere und untere Kante trägt. Beide Lobi olfactorii liegen einander dicht an. Jeder setzt sich, wie am Erwachsenen gegen den frontalen Hemisphärenpol (v. P. H.) deutlich ab. Hier befindet sich nämlich am dorsalen Hirncontour eine kleine Vorwölbung, vor welcher sich eine noch seichte Einziehung bemerkbar macht. Wächst nun diese Prominenz noch, so dass die davor befindliche Vertiefung zunimmt, so sind dann die

Verhältnisse beim Erwachsenen erreicht, bei welchem sich an dieser Stelle eine den frontalen Hemisphärenpol vom Riechlappen absetzende Furche befindet. Unger hat diese als Sulcus coronalis bezeichnet. An dem hinteren Ende des Lobus olfactorius befindet sich basal die Area olfactoria (A. o.), welche ein wenig convex ist und sich nach hinten gut abgrenzt. Von dem am Erwachsenen vorhandenen Tuber taeniae (Edinger) oder dem dahinter gelegenen Sulcus limbicus (Unger) ist noch nichts zu sehen. Unterhalb der Area olfactoria ist der vorgetriebene Recessus opticus (R. o.) sichtbar, welcher gegen das Chiasma sowie gegen den Tractus opticus durch eine deutliche Furche (v. G. o.) begrenzt ist. Von dem Winkel zwischen Area olfactoria und Recessus opticus zieht eine zunächst wohl wenig sichtbare, in ihrem Verlauf nach hinten oben aber immer tiefer einschneidende Furche um den lateralen Rand der Hemisphäre herum, Sulcus telodiencephalicus (S. t.-d.). Über diese spaltförmige Furche ragt das weit vorspringende Grosshirn überhängend lateralwärts hinaus. Auch dort, wo der Sulcus fast vollkommen verstrichen ist oder nur als feine Linie erscheint, ist er vorhanden, denn wie der Frontalschnitt lehrt, ragt daselbst eine äusserst feine Mesodermlamelle in die Gehirnsubstanz hinein, und trennt so Hemisphäre und Diencephalon. Der occipitale Pol der Hemisphäre hat sich nach hinten vergrössert und wird infolgedessen nur durch einen ganz kleinen Zwischenraum vom vorderen Umfang des Mesencephalon ge schieden. Am Erwachsenen berührt der hintere Hemisphärenpol das Mesencephalon direkt, während der basale Rand der Hemisphäre so weit nach abwärts gewachsen ist, dass auch der grösste Teil der lateralen Wand des Diencephalon in der Profilansicht nicht sichtbar ist.

Der Höhendurchmesser des vorderen Anteils des Diencephalon ist gross, nimmt aber nach hinten ziemlich rasch ab, so dass auch in diesem Stadium der halsartige Übergang des

Diencephalon in das Mesencephalon gewahrt bleibt. Die Knickung der Hirnachse ist dieselbe geblieben wie in dem früheren Stadium. Zwischen dem vorderen Schenkel des Rhombencephalon und der Basis des Diencephalon befindet sich ein ganz kleiner Spalt. Die Stelle der hinteren Scheitelkrümmung ist bei der Besichtigung des Modells von aussen kaum zu sehen. Das Infundibulum ist basalwärts und lateralwärts stark vorgewölbt, genau so wie beim erwachsenen Gehirn. Gegen den Opticus ist das Infundibulum durch eine tiefe Furche (h. G. o.) geschieden. Weit hinten liegt die Hypophysis (Hy.).

In der Vertiefung zwischen dem hinteren Hemisphärenpol und dem Mittelhirn erscheint oberhalb der halsartigen Einschnürung das Ganglion habenulae (G. h.), das Paraphysenpolster (P. pl.) und die Paraphyse (P.).

Das Mesencephalon ist ringsum deutlich abgesetzt und ragt als längsovaler, blasenartig aufgetriebener Körper dorsal und lateralwärts mächtig vor. Es ist dabei so weit nach hinten ausgewachsen, dass es überhängend den grössten Teil des Kleinhirns überragt.

Die Abknickung zwischen der rostralen und occipitalen Hälfte des Rhombencephalon ist so stark geworden, dass die einander zugekehrten Flächen der Decke miteinander vollkommen in Berührung gekommen sind. Die zwischen ihnen befindliche Grube hat sich zu einem engen Spalt geschlossen, welcher sich lateralwärts als eine tiefe, von vorne nach hinten fast geradlinig verlaufende Furche öffnet. An der Seitenfläche der rostralen Hälfte des Rhombencephalon befindet sich eine flache, längs verlaufende Furche, Sulcus rhombocerebellaris (S. rh. c.), durch welche dieser obere Schenkel des Rautenhirns in zwei übereinander gelegene Wülste geteilt wird, von denen der obere der Basis des Rautenhirns, der untere dem lateralen Anteil des Cerebellum angehört. Die Furche war schon im früheren Stadium vorhanden und ist in diesem etwas seichter

und breiter geworden. In ihr eingebettet liegt die mediale Wand der Ohrkapsel. In der Dorsalansicht (Fig. 18) sieht man die enge Aneinanderlagerung der beiden Lobi olfactorii und der Hemisphären. Die beiden Lobi tragen an ihrer dorsalen Seite je einen deutlichen Grat, welcher hinten an dem den frontalen Pol der Hemisphäre bezeichnenden Vorsprung (v. P. H.) endet. In dem Winkel zwischen den beiden hinteren Hemisphärenenden erscheint zunächst die lange, bis in die Region des Mittelhirns reichende Paraphyse (P.), unter ihr kommt das breite, plumpe Paraphysenpolster (P. pl.) und seitlich von diesem je ein Ganglion habenulae (G. h.) zum Vorschein. Die Ausbuchtungen des Paraphysenpolsters und der Paraphyse sind nicht mitmodelliert. Von den im früheren Stadium noch sichtbaren Gebilden, dem freien Rand der Hemisphären, den Höckerchen etc. ist nichts mehr zu sehen, so weit sind die beiden Hemisphären nach hinten gewachsen und aneinander gelagert. Der Sulcus mesencephali medianus hat sich verbreitert, die beiden Hälften des Mittelhirns ragen hemisphärenartig vor.

Medianschnitt (Fig. 17.).

Die schon bei der Besichtigung des Profilbildes auffälligen Fortschritte in der Entwickelung des Gehirns sind natürlich am Medianschnitt ebenfalls nachweisbar. Hierzu kommt noch die Modellierung an den Innenwänden und die Fortentwickelung der Commissuren. An der planen medianen Fläche des Lobus olfactorius fällt eine kleine dorsalwärts gerichtete Vorwölbung, beiläufig in der Mitte des Verlaufes des ganzen Riechlappens, auf. Die Grenze zwischen Lobus olfactorius und Area olfactoria ist durch eine kleine undeutliche Furche gegeben. Die hintere Grenze der Area wird durch den basalen Abschnitt des Sulcus telodiencephalicus dargestellt.

An der medialen Fläche des Telencephalon fehlt jegliche Modellierung der Oberfläche, mit Ausnahme einer ganz schmalen seichten Furche, welche die Hemisphäre gegen den Torus transversus (T. tr.) absetzt. Sein Querschnitt beginnt an der dünnen, rostralwärts vorgestülpten vorderen Wand des Recessus opticus, dort wo der Sulcus telodiencephalicus einschneidet und verläuft zunächst von vorne nach hinten, um kurz darauf ventrodorsalwärts umzubiegen. Das letzte, occipitale Stück des Torusquerschnittes ist wieder von vorne nach hinten gerichtet, so dass er also schwach S-förmig gekrümmt verläuft. Sein hinteres Ende wird plötzlich ganz dünn, bildet die obere Wand des Foramen Monroi und geht in die dünne obere Paraphysenwand über. Nur ein relativ kleiner Anteil des Torus ist vom Commissurensystem besetzt. Das Commissurenfeld ist am Modell als rotes Feld eingetragen. Der basale Anteil desselben enthält die Commissura anterior, der dorsale, etwas eingerollte die Commissura pallii anterior. Das zwischen den beiden in der Mitte gelegene Stück des roten Feldes ist nicht direkter Bestandteil des Commissurensystems. Genaueres über das Verhalten der Commissuren soll bei der Beschreibung der Schnitt serie folgen. Folgt man der basalen Seite des Torus von vorne nach hinten, so ist derselbe an seiner Unterfläche zunächst nur durch eine ganz seichte Furche gegen den spaltförmigen vorderen Abschnitt des Ventriculus III. abgesetzt. Dort wo der Torus dorsalwärts biegt, ist er durch eine ziemlich tiefe, breite Furche begrenzt, welche vom Foramen Monroi kommend, längs der unteren Fläche des Torus, im Bogen nach vorne und unten zieht, um hierauf nach hinten abzubiegen Sulcus Monroi (S. Mr.). Das occipitale Stück des Torus bildet, wie schon erwähnt, die obere Grenze des Foramen Monroi und die Decke des kleinen Ventriculus impar.

An der vorderen Wand des dritten Ventrikels befindet sich, ziemlich weit dorsal gelegen, der geräumige Recessus opticus

(R. o.), dessen vordere Wand äusserst dünn ist. Darunter liegt das Chiasma opticum (Ch.) und dahinter die mächtige Commissura postoptica (C. p. o.), welche gegen den ventriculären Hohlraum weit vorspringt. Basal von diesem Vorsprung liegt der Recessus infundibuli. Das Chiasma selbst ist vorne und hinten durch je eine tiefe Kerbe gegen den Recessus opticus, beziehungsweise gegen das Infundibulum (vordere und hintere Grenzfurche) geschieden. Am Querschnitt zeigt sich auch, wie sich das Chiasma gleichsam aus dem Niveau der Nachbarschaft erhoben hat. Vom Infundibulum an nach hinten wird die basale Wand wieder dünn und zieht bis zur Ausstülpungsstelle der Hypohysis (Hy.), um von hier an, unter Bildung eines kleinen Recessus mammillaris, ziemlich plötzlich an Dicke zunehmend bis zur hinteren Scheitelkrümmung nach hinten und oben zu verlaufen.

Im Bereiche des Recessus opticus, des Infundibulum und des Recessus infundibuli stellt der dritte Ventrikel einen Hohlraum mit ansehnlichem Querdurchmesser dar. Ebenso verhält er sich an der Stelle des Sulcus Monroi, welcher nach hinten bis an das vordere Ende des Mesencephalon reicht. Sonst aber liegen die lateralen Wände des Ventriculus III einander dicht an. Besichtigt man die laterale Ventrikelwand mit ihren Vertiefungen und Erhabenheiten, so sieht man im dorsalen Bereich den deutlich abgegrenzten Thalamus opticus, darunter den Sulcus subthalamicus oder Monroi und basal von ihm die Vorwölbung der Regio hypothalamica. Der vordere basale Abschnitt wird von der dem Corpus mamillare entsprechenden Prominenz eingenommen.

Das Foramen interventriculare ist relativ weiter als im früheren Stadium, an seiner hinteren Circumferenz sieht man die Vorwölbung des Plexus chorioideus (Pl. ch.), und unmittelbar darüber den Eingang zur Paraphyse. Diese selbst präsentiert sich als ein sehr langer, dünnwandiger, vielfach aus-

gebuchteter Schlauch, der parallel mit der erhobenen Decke der Pars parencephalica nach hinten verlaufend, noch über die Epiphyse hinausreicht, und in der Region des Mesencephalon endet. Die untere Wand der Paraphyse biegt ganz plötzlich dort, wo der dorsale Schenkel des Sulcus telodiencephalicus einschneidet, in das Dach der Pars parencephalica um. So entsteht eine ziemlich scharfrandige, der Quere nach in den Ventrikelraum hineinhängende Falte, Velum transversum. Ganz nahe dem freien Rande der Falte befindet sich ein am Querschnitt kreisrundes Bündel transversal verlaufender Fasern, die Commissura pallii posterior (C. p. p.).

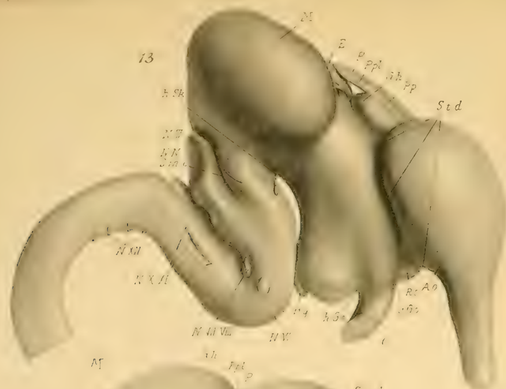
Der Ventriculus impar ist noch kleiner geworden als in dem früheren Stadium, hat aber im grossen und ganzen die Form behalten. Seine Decke wird, wie erwähnt, von dem Torus transversus gebildet, an seinen Seiten befinden sich die Foramina Monroi, seine Basis bilden die vorderen oberen Enden des Thalamus opticus, während er nach vorne und unten sich in den Sulcus Monroi fortsetzt. Die im früheren Stadium vorhandenen paarigen Ausstülpungen an seiner Decke sind fast vollständig zurückgebildet und verschwunden. Dass er nach hinten bis an das Velum transversum reicht, ist selbstverständlich.

Hinter dem Velum hebt sich die dünne Decke des Hirnrohres, zieht nach hinten und endet, blindsackartig ausgestülpt, als Paraphysenpolster (P. pl.). Unter demselben ist der ventrikulare Hohlraum geräumig. Im hinteren, unteren Rand des Zuganges des Paraphysenpolsters, erscheint der Querschnitt der Commissura habenularum, dicht unter ihr befindet sich die Ursprungstelle des soliden Epiphysenstieles. Die ehemalige Ausstülpungsstelle selbst ist durch einen ganz kleinen Recessus gekennzeichnet. Dicht an diesem beginnt schon die Commissura posterior. Vergleicht man die besprochene Region in diesem Stadium mit derselben in dem früheren, so fällt vor allem auf, dass das ganze Stück im

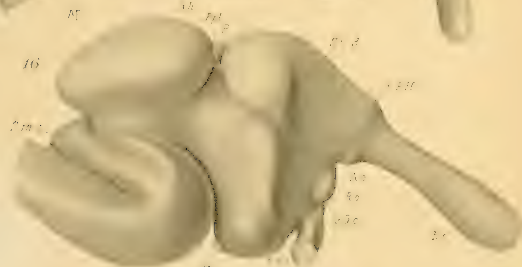
Wachstum bedeutend zurückgeblieben, also relativ kleiner geworden ist, und ferner, dass die in dem früheren Stadium noch nachweisbare Grenze der Pars synencephalica nun vollkommen verloren gegangen ist. Das Zurückbleiben dieser Region im Wachstum, gepaart mit dem mächtig nach hinten auswachsenden occipitalen Hemisphärenpol, macht es verständlich, dass zunächst Hemisphäre und Mesencephalon einander sehr nahe rücken, sich aber bald bis zur gegenseitigen Berührung nähern, ein Verhalten, das für den Erwachsenen charakteristisch ist.

Die Wanddicke des Mesencephalon hat ganz beträchtlich zugenommen. Durch die Einschnürung des Sulcus medianus mesencephali ist der Hohlraum des Mittelhirns in drei Abschnitte zerfallen: Einen unpaaren medialen, der nach vorne und nach rückwärts direkt mit dem dritten, respektive vierten Ventrikel communiciert, und in zwei bilateral symmetrische, blasenartige Räume, welche mit dem mittleren durch relativ enge Zugänge verbunden sind.

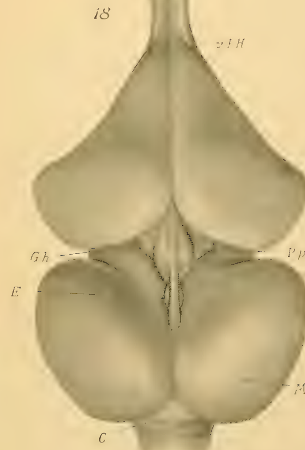
Die basale Wand des Rhombencephalon hat ebenfalls an Stärke bedeutend zugenommen. Die Brückenkrümmung ist stark vorspringend, obwohl die Achsenkrümmung des Rhombencephalon eher etwas abgenommen hat. Die Übergangsstelle zwischen Mesencephalon und Rhombencephalon, die Prominentia mesorhombencephalica, springt scharfrandig gegen die Hirnhöhle vor und enthält die Trochleariskreuzung (Tr.) und die Commissura cerebellaris (C. c.). Am Medianschnitt sieht man das tiefe Einschneiden des Sulcus mesorhombencephalicus, dessen hintere Begrenzung die mächtig entwickelte Kleinhirnplatte bildet. An diese schliesst sich die dünne Decke des vierten Ventrikels, welche beiläufig in ihrer Mitte gefaltet ist und gegen den Hohlraum stark vorspringt. In der Flucht dieser Falte befindet sich seitlich die Einstülpung des stark entwickelten Plexus chorioideus (Pl. ch. IV). Im Mo-


13
M
E
Std
N XII


14
Vtr
Div
Pl ch
Fa
P.M
C.p.a
Hy


16


Bo


18
Gh
E
Ppl
P
M
C


15
Div


17
Pl ch IV
S Mr
Hy

dell ist nur seine Eintrittstelle wiedergegeben; seine reichlichen, gegen den Ventrikel gerichteten Verzweigungen wurden entfernt. Der Recessus lateralis ist sehr tief.

Differencierung der Gehirnwand (Figg. 21, 22 u. 23).

Die weitgehende äusserliche Ähnlichkeit des Gehirns in diesem Stadium mit dem des erwachsenen Gecko lässt sich natürlich auch bei der Durchsicht der Schnittserie constatieren. So sieht man vor allem, dass die Schichtung der Hemisphärenwände der beim Erwachsenen vorhandenen bereits sehr ähnlich geworden ist. Gleichzeitig hat sich das Commissurensystem weiter entwickelt und gleicht dem beim Erwachsenen schon fast vollkommen.

Der Lobus olfactorius besitzt bis fast an seine Spitze ein feines Lumen, welches am rostralen Ende des Riechlappens vertikal gestellt ist und von einer breiten dunkel gefärbten Zellschicht umgeben wird. Weiter hinten liegt das Lumen näher der lateralen Wand, ist noch vertical gestellt und geht allmählich nach hinten in einen horizontal verlaufenden, von einer schmalen Zellschicht umgebenen Spalt über, der später dreistrahlig wird. Entsprechend dem Bulbus olfactorius liegt ein dichtes Lager von Fasern an der ganzen Circumferenz des Lobus; entlang dem Tractus ist diese Faserung hauptsächlich an der medialen und dorsalen Seite nachweisbar. Dort, wo das Lumen dreistrahlig wird, lässt sich an der Hirnrinde bereits die dorsomediale Rindenplatte nachweisen. Von hier an erweitert sich das Lumen und geht ohne scharfe Grenzen in den Seitenventrikel über. Zwischen den beiden medialen Hemisphärenwänden liegt das mesodermale Gewebe der äusserst zarten Sichel. Das Septum ist sehr dick und springt stark gegen den Ventrikelraum vor. Gleichzeitig wird die Schichtung an der mediodorsalen Partie der Hirnwand immer deutlicher

und erhält das charakteristische Aussehen, wie es sich am Erwachsenen zeigt.

Die beiden Hemisphären sind am Grunde der Mantelspalte miteinander verbunden, doch befindet sich im rostralen Teile dieser Substanzbrücke, Torus transversus noch kein nachweisbares Lager von Fasern. Wenige Schnitte caudal von dieser Stelle erscheinen an dem der Mantelspalte zugekehrten Rande der Substanzbrücke quer verlaufende Fasern, welche jederseits in der medialen Hemisphärenwand cranialwärts laufen und in der mediodorsalen Rindenplatte verschwinden.

Am Frontalschnitt hat dieser Faserzug seinem Verlauf entsprechend beiläufig U-Form. Gleichzeitig mit dem Auftreten der eben beschriebenen Fasern, welche der Commissura pallii anterior angehören, hat sich auch der unterhalb derselben gelegene Anteil des Torus transversus deutlich aufgehellt, ohne dass daselbst ein abgrenzbarer Faserzug sichtbar würde. Aber schon nach wenigen Schnitten sieht man am unteren Rande dieses Commissurenfeldes Fasern die Medianlinie kreuzen, welche beiderseits in der Basis des Corpus striatum entspringen. Dieser der Commissura anterior angehörige Faserzug verhält sich folgendermassen: ein Teil traversiert die Medianebene, in derselben Höhe bleibend und so fast geradlinig die beiden Corpora striata verbindend, während ein anderer Teil, vom Corpus striatum kommend zunächst medialwärts zieht, dann in sanftem Bogen aufsteigt, die Mittellinie kreuzt und in der medialen Hemisphärenwand der contralateralen Seite, den U-förmigen Fasern der Commissura pallii ant. sich anschliessend, mit diesen gegen die dorsomediale Rindenplatte zieht. Folgt man der Serie noch einige Schnitte caudalwärts, so sind die transversalen Bündel vollkommen verschwunden, und das lichte Commissurenfeld wird von unten her durch eine zellreiche Schicht bedeutend eingeengt. Dementsprechend sieht man auch am Medianschnitt durch das Modell (vergl. Fig. 17) das rotgefärbte Commissuren-

feld durch eine grosse Distanz vom unteren hinteren Rand des Torus transversus geschieden. Die U-förmigen Fasern lassen sich noch weiter nach hinten und oben verfolgen, und sind dabei immer dem oberen, am Grunde der Mantelspalte liegenden Rand des Torus transversus angeschlossen. Verfolgt man die Commissura pallii anterior noch weiter, so wird die unter ihr gelegene Zellschicht ziemlich unvermittelt niederer, die Commissur reicht dann bis nahe an den basalen Rand des Torus und endet unmittelbar darauf vollständig.

Es folgt nun bei der Betrachtung der Serie in caudaler Richtung eine Zone, in welcher zwischen den beiden Hirnhälften nur mehr eine Zellbrücke liegt. Diese ist durch einen dünnen Fortsatz der Sichel zweigeteilt, in ihrem dorsalen Anteil aufgehellt und gegen die Sichel, welche hier viele feine Fortsätze entsendet, nur undeutlich abgegrenzt. An der der Mantelspalte zugekehrten Seite sieht man hier Querschnitte von Fasern, welche die Anlage des Fasciculus cortico-parolfactorius (F. c. p., Fig. 22) nach Unger darstellen. Die beiden Hälften dieser teils zellenhaltigen, teils faserigen Auflagerungen in der Decke des Ventriculus impar grenzen sich gegeneinander caudalwärts immer deutlicher ab durch das Dickerwerden des zwischen sie hineingeschobenen Sichelfortsatzes, und enden kurz darauf ziemlich plötzlich. Die ganze Bildung entspricht den im früheren Stadium beschriebenen Auflagerungen auf dem Dache des Ventriculus impar, welche im Stadium VI, bei der Ansicht von oben, als vordere Höckerchen bezeichnet wurden (vgl. Fig. 22. A.).

Unmittelbar hinter der eben beschriebenen Stelle trägt das Dach des Ventriculus impar zwei ganz kleine, symmetrische Ausstülpungen als letzten Rest der im früheren Stadium vorhandenen grossen Divertikel und ausserdem noch den Zugang zur Paraphyse. Dort, wo die hintere Paraphysenwand, entsprechend dem Velum transversum, in die Decke der Pars parencephalica abbiegt, liegt die Commissura pallii po-

sterior (C. p. p. Fig. 23). Die längs getroffenen Fasern derselben sieht man jederseits von der Mittelebene im Bogen nach oben und aussen zum Boden des Ventriculus lateralis verlaufen, wo sie sich noch ziemlich weit nach aussen verfolgen lassen. Sie sind dort, wo sie die Taenia thalami traversieren, gegen letztere durch ein äusserst zartes mesodermales Septum geschieden.

Während im Stadium VI nur die dorsomediale Rindenplatte differenciert war, ist die Entwickelung der Hemisphäre diesbezüglich nun weit vorgeschritten. Die dorsomediale Rindenplatte ist, wie schon erwähnt, fast vollständig ausgebildet. Es lässt sich aber auch die dorsale und die laterale Rindenplatte deutlich erkennen.

Eine sehr weitgehende Veränderung weist die mediobasale Hemisphärenwand auf. Hinter dem Foramen Monroi verschwindet nämlich die septale Verdickung ziemlich unvermittelt, und die nun bedeutend schmächtiger gewordene mediale Wand biegt bogenförmig in die basale um, vorderhand noch ihre Wandstärke beibehaltend. Bis an diese Umbiegungsstelle reicht die dorsomediale Rindenplatte nach abwärts. Das umgebogene Stück aber verschmälert sich nach aussen immer mehr und mehr, bis es plötzlich in einen feinen Saum ausläuft. An diesem setzt sich eine, aus einem einschichtigen platten Epithe- (Fig. 23 Ep.) bestehende Lamelle an, welche parallel mit der oberen Fläche des Talamus, von ihm durch eine allerfeinste Mesodermlage geschieden, nach aussen verläuft, um an der Übergangsstelle der mediobasalen Hemisphärenwand in die laterale wieder dick zu werden. Die ganze dünne Partie der mediobasalen Hemisphärenwand ist durch ein äusserst feines mesodermales Blatt von dem Diencephalon geschieden. Das an der äusseren Wand des Ventriculus lateralis gelegene Corpus striatum (Fig. 21 C. str.) springt so stark gegen den Ventrikelraum vor, dass es die eben besprochene epitheliale Lamelle, welche die untere Wand des Ventrikels darstellt, innig berührt. Nur

bei starker Vergrösserung kann man hier die beiden Gebilde voneinander differencieren. Durch diese Annäherung der lateralen Wand an die medioventrale (Vergl. Fig. 21 V. l.) zerfällt die Kammer in zwei Hohlräume, einen medialen oberen, in welchem auch der Plexus chorioideus liegt, und in einen lateralen unteren, welcher der Aussenfläche der Hemisphäre eng anliegt und mit dem medialen oberen Anteil nur hinten, occipitalwärts vom rückwärtigen Ende des Corpus striatum, communiciert. Dieses freie hintere Ende des Corpus striatum enthält die Anlage des Nucleus sphaericus. Hinter diesem Nucleus wird die Hemisphärenwand wieder dicker und besteht aus einer inneren ependymalen und aus einer äusseren weissen Schichte. Das Verhalten der mediobasalen Ventrikelwand, sein Verhältnis zum Corpus striatum und zum Diencephalon ist in Fig. 21 bei schwacher Vergrösserung abgebildet. Das in die Figur eingezeichnete Rechteck ist bei starker Vergrösserung in Fig. 23 wiedergegeben und zeigt das einreihige Epithel, welches die mediobasale Hirnwand darstellt. Ebenso sieht man das Mesoderm (m. S.) welches den tiefen Sulcus telodiencephalicus ausfüllend Telencephalon und Diencephalon scheidet.

Die übrigen Hirnabschnitte zeigen ebenfalls eine weitgehende Differencierung sowohl in ihrem ganglionären, als auch in ihrem Fasersystem. Doch liegt es ausserhalb des Rahmens dieser Abhandlung auf die sich hier bietenden Details des näheren einzugehen.

Zusammenfassung.

Bei der Zusammenfassung der in der Stadienbeschreibung erhobenen Befunde ergiebt sich die Notwendigkeit, das gewonnene Thatsachenmaterial nach bestimmten Gesichtspunkten

zu ordnen. Infolgedessen wollen wir uns zunächst mit der Krümmungsform des Hirnrohres, sowie mit der sich daraus ergebenden Lagebeziehung zwischen den einzelnen Hirnantheilen, hierauf mit dem Werdegang der verschiedenen Hirnblasen beschäftigen. Daran schliesse sich eine kurze Auseinandersetzung über die Entwickelung des Commissurensystems.

Das Hirnrohr ist schon in dem ersten, von uns modellierten Stadium zweischenkelig; ob diese Krümmung des Hirnrohres noch vor dem Schluss des Neuroporus oder erst nach demselben auftritt, konnten wir mangels an Material nicht erheben. Die Knickungsstelle entspricht der Plica encephali nach Kupffer oder der Scheitelkrümmung. An dieser lassen sich schon im frühesten Stadium zwei Knickungspunkte unterscheiden, entsprechend der vorderen und der hinteren Scheitelkrümmung. In den späteren Stadien nimmt die Abknickung des Hirnrohres an dieser Stelle kontinuierlich zu, wobei der Scheitel des Krümmungswinkels von der hinteren Scheitelkrümmung gebildet wird. Demgemäss wird das zwischen den beiden Scheitelkrümmungen gelegene Stück in den vorderen Schenkel des Hirnrohres einbezogen, ohne dass die der vorderen Scheitelkrümmung entsprechende Stelle zunächst ihren Charakter verliert. Daraus geht klar hervor, dass es sich bei dem Stärkerwerden der Abknickung an der Basis des Hirnrohres nicht um eine Verkürzung des zwischen den beiden Scheitelkrümmungen gelegenen Areales handelt. Allmählich geht die charakteristische Vorwölbung, an der Innenfläche des Hirnrohres, welche der vorderen Scheitelkrümmung entspricht (Tuberculum posticum Kupffer), verloren, und damit fehlt die Grenze zwischen Infundibulum und dem dahinter gelegenen Abschnitt der Hirnbasis. Gleichzeitig verstreicht die vordere Scheitelkrümmung auch aussen und verschwindet so allmählich.

Die Zunahme in der Abknickung des Hirnrohres geht Hand

in Hand mit der Höhenzunahme und der Fortentwickelung des vorderen Hirnschenkels; ob sich aber diese beiden Erscheinungen wie Ursache und Wirkung verhalten oder nur miteinander ablaufen, sind wir nicht im stande zu unterscheiden. Besichtigt man im frühen Stadium die Region der Scheitelkrümmung, so hat es den Anschein, als ob die vordere Scheitelkrümmung zunächst die stärker entwickelte wäre. Doch ist dies nur auf den Umstand zurückzuführen, dass schon in den allerfrühesten Stadien die nach hinten und unten gerichtete Ausstülpung des Infundibulum mächtig entwickelt ist. Die Abknickung des Hirnrohres an der hinteren Scheitelkrümmung ist auch noch an dem ältesten von uns modellierten Stadium deutlich sichtbar und bleibt bis zu einem gewissen Grade am Gehirn des erwachsenen Gecko erhalten. Von einer Streckung des Gehirns und einem damit erfolgten Ausgleich dieser Scheitelkrümmung kann nicht die Rede sein.

Im Vergleich zur Scheitelkrümmung tritt die Brückenbeuge relativ spät auf. Ihre erste Andeutung findet sich im Stadium III. Sie nimmt dann plötzlich zu, so dass schliesslich die vordere Hälfte der Rhombencephalonbasis und das Infundibulum einander bis zur Berührung genähert werden. Ihr Maximum erreicht die Brückenbeuge im Stadium VI, um von hier an wieder ein wenig zurückzugehen. Doch bleibt auch diese Krümmung am Gehirn des Erwachsenen, wie wir uns an Sagittalschnitten durch ein mit dem Schädel geschnittenes Gehirn überzeugen konnten, erhalten.

Es ist klar, dass durch diese beiden Krümmungen die topographischen Beziehungen der einzelnen Gehirnblasen zu einander in ganz ausgiebigem Masse geändert werden. Die einzelnen Gehirnabschnitte liegen nämlich entsprechend diesen Krümmungen nicht mehr hintereinander sondern sind gemäss der Verkürzung der Hirnbasis vielfach übereinander geschichtet.

Dass die Veränderungen im Bereiche der basalen Wand des

Hirnrohres von einschneidender Bedeutung für die Entwickelung der dorsalen Hirnwand sind, ist von vornherein klar. Besonders gut lässt sich dies an dem Verhalten des Mesencephalon illustrieren. Während dieser Hirnabschnitt im ersten Stadium die Krümmungshöhe des an der Scheitelkrümmung abgebogenen Hirnrohres darstellt, jedoch noch mehr in den Bereich des vorderen Hirnschenkels fällt, sieht man schon im nächsten Stadium das Mittelhirnbläschen gegenüber der zwischen den beiden Scheitelkrümmungen gelegenen Basis derart nach hinten verschoben, dass es nun schon teilweise dem hinteren Hirnschenkel zuzurechnen ist. Diese Verschiebung der mesencephalen Decke gegenüber der Basis nimmt in den folgenden Entwickelungsetappen noch kontinuierlich zu. Man kann diesen Vorgang an der Verlaufsrichtung des Sulcus diamesencephalicus in ganz sinnfälliger Weise beobachten. Während nämlich dieser Sulcus zunächst an der vorderen Scheitelkrümmung die Hirnbasis erreicht, endet er in den späteren Stadien zusammen mit dem Sulcus mesorhombencephalicus an der hinteren Scheitelkrümmung. So wird gleichsam das Mesencephalon über seine Basis hinweg nach hinten verschoben, während diese selbst schliesslich in den vorderen Hirnschenkel aufgenommen wird.

Mit der Zunahme der Brückenkrümmung und der damit verbundenen Abknickung des Rhombencephalon sinkt auch die Decke des Rautenhirns immer mehr und mehr ein, so dass endlich der vordere Abschnitt dieser Decke respektive das Derivat desselben, das Kleinhirn, mit den seitlichen Partien des hinter der Brückenkrümmung gelegenen Anteiles des Rhombencephalon in Berührung kommt. Dadurch deckt das mächtig entwickelte Kleinhirn schliesslich die ganze Rautengrube von oben her zu. Ob die Knickung der Basis die der Decke ursächlich bedingt, oder ob das zwei coordinierte Erscheinungen sind, oder ob schliesslich nur das bedeutende Wachstum der Decke ihre Faltung herbeiführt, konnten wir nicht entscheiden.

Gehen wir nun an die Bestimmung der Grenzen, welche die einzelnen Hirnteile voneinander scheiden, so ist zunächst zu bemerken, dass für uns nur organische, durch Furchen und Vorwölbungen gegebene Grenzen, nicht aber lineare, zwischen bestimmten Punkten der Hirnwand gezogene massgebend waren.

Einteilungen des Hirnrohres, wie sie beispielsweise von His auf Grund von Linien, welche quer durch das Hirnlumen gezogen werden, gegeben worden sind, entbehren schon deshalb einer tatsächlichen Grundlage, weil die an der Seitenfläche vorhandenen organischen Abgrenzungen der einzelnen Hirnabschnitte mit jenem geometrischen Verfahren nicht in Einklang zu bringen sind.

Wir haben deshalb von dieser Art das Hirnrohr zu unterteilen vollkommen Abstand genommen, und uns nur an die durch das Relief gegebenen Grenzen gehalten. Bei konsequenter Durchführung dieses Prinzips lässt sich durch Gegenüberstellung der einzelnen Stadien schon frühzeitig manche nur andeutungsweise vorhandene Abgrenzung erkennen.

Die Grenzen zwischen Rhombencephalon und Mesencephalon einerseits, zwischen Mesencephalon und Diencephalon andererseits sind ziemlich frühzeitig distinkt. Sie werden an der Aussenseite des Hirnrohres durch den Sulcus mesorhombencephalicus respektive diamesencephalicus, an der Innenseite durch die gleichnamigen Prominenzen dargestellt. Diese Grenzen werden zusehends deutlicher, je älter das Gehirn wird, so dass über die Abgrenzung des Rauten- und des Mittelhirns zu keiner Zeit der Entwickelung ein Zweifel bestehen kann.

Viel komplizierter liegen die Verhältnisse in dem vor dem Sulcus diamesencephalicus gelegenen Abschnitt des Hirnrohres. Im ersten Stadium, welches von uns modelliert wurde, sind in diesem Hirnanteile bei der Betrachtung von aussen, besser noch

von innen, vier von einander geschiedene Wandbezirke zu erkennen. Ein zwischen Prominentia diamesencephalica und telodiencephalica gelegener, Diencephalon im engeren Sinne ohne ventralen Abschnitt, ein zwischen Prominentia telodiencephalica und Prominentia praeoptica befindlicher, Telencephalon, mit Ausschluss des Opticus-Gebietes, einer zwischen Prominentia prae- und postoptica, Opticus-Hirn und ein dahinter gelegener, Infundibulum. Diese vier Hirnabschnitte entstehen demnach gleichzeitig, eine Tatsache, welche, wie wir noch sehen werden, für die Einschätzung des morphologischen Wertes dieser Anteile von Bedeutung ist.

Da diese Einteilung des Vorderhirns mit der von anderen Autoren getroffenen in Widerspruch steht, so ergibt sich die Notwendigkeit, zumindest in aller Kürze die wichtigsten bekannten Ansichten über diesen Gegenstand hier anzuführen. In den Vorschlägen zur Einteilung des Gehirns von His, welche auch für die Benennung der einzelnen Gehirnteile für die B. N. A. massgebend waren, ist die bekannte Figur enthalten, welche die Abgrenzung der verschiedenen Gehirnpartien am Medianschnitt durch ein menschliches Embryonengehirn vom Ende des ersten Monats wiedergibt. Hier grenzt die Linie $\alpha\beta$ das Telencephalon vom Diencephalon derart, dass sie die Infundibularregion in zwei Teile zerlegt. Dieser Linie entsprechend gehören das Corpus mammillare und ein Teil des Tuber cinereum dem vorletzten Querringe des Hirnrohres im Sinne von His, d. i. Diencephalon, das Infundibulum, das Chiasma des Recessus opticus und die Lamina terminalis aber dem letzten Querring, d. i. dem Telencephalon an. „Wir unterscheiden“, sagt His, „den zum Diencephalon gehörigen Teil des Hypothalamus als Pars mammillaris, den zum Telencephalon gehörigen als Pars optica. Bei der geringen Ausdehnung des Gesamtgebietes darf man indessen bei Beschreibungen auf die genetische Trennbarkeit der beiden

Abschnitte kein grosses Gewicht legen und kann die Pars optica hypothalami wie bis dahin als Wandstück des III. Ventrikels behandeln.“ Ähnlich nur etwas decidierter für die Zurechnung des Opticushirnes zum Telencephalon äusserte sich His schon früher, in der Arbeit über die Formentwickelung des menschlichen Vorderhirns.

Nach Kupffer, welcher sich gegen die Hissche Einteilung wendet, liegt der Recessus opticus am Grunde des Prosencephalon. Nach der Gliederung desselben zieht er die Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon in Form einer Linie a. a., welche vom freien Rand des Velum transversum zur Tiefe des Recessus opticus verläuft, ohne eine genauere Angabe zu machen, ob die Opticusausstülpung zum Telencephalon oder zum Diencephalon zu rechnen sei. Jedenfalls gehört das ganze Infundibulum nach Kupffers Einteilung zum Diencephalon, nach His nur die hintere Hälfte desselben.

Nach Hertwig sind die Augenblasen einfach Ausstülpungen der lateralen Wand des primären Vorderhirnbläschens, nach der Zerlegung dieses Bläschens in Grosshirn und Zwischenhirn bleiben sie mit letzterem verbunden.

Ganz anders äusserst sich über diesen Gegenstand Neumayer. Er unterscheidet am Vorderhirn drei Neuromeren, von denen dem vordersten, dem Telencephalon, in seiner Nomenclatur die überwiegende Bedeutung zukommt. „Denn dieses entwickelt als secundäre Bildungen einmal die Augenblasen, dann das Grosshirn, und weiterhin auch den Infundibularteil.“

In der Arbeit von Kamon, welche, während wir mit der Abfassung dieses Manuskriptes beschäftigt waren, erschien, sagt der Autor, dass die Mündung des Augenstieles von Anfang an im Gebiet des Telencephalon und zwar an der Grenze zwischen demselben und dem Zwischenhirn liegt. Im Resumé heisst es dann: „Die Augenblase mit ihrem Stiel geht nicht aus der Zwischenhirnwand hervor, sondern aus der Wand des Telen-

cephalon. Der Zusammenhang des Sehnerven mit dem Zwischenhirn ist jedenfalls eine spätere Erscheinung."

Aus den hier angeführten Literaturangaben geht wohl zur Genüge hervor, welche verschiedene Abgrenzung das Telencephalon bei den Autoren erfahren hat, ferner dass im grossen ganzen die Opticusausstülpung als ein untergeordneter Bestandteil desselben, das Infundibulum aber mit Ausnahme von Neumayer als ein Anteil des Diencephalon aufgefasst wird.

Wir selbst teilen den vor dem Sulcus diamesencephalicus befindlichen Abschnitt des Hirnrohres, das Prosencephalon autorum, wie schon erwähnt, in vier Teile: In einen dorsalen, das Diencephalon sensu strictiori, in einen dorsorostralen, das Telencephalon, und in zwei ventrale, die Opticusausstülpung und das Infundibulum. Diese vier Teile sind, soweit unsere bisherigen Untersuchungen reichen, gleichalterig, d. h. sie treten in der Ontogenese zur gleichen Zeit auf. Infolge dieses Umstandes halten wir sie auch für gleichwertig und können daher nicht von einer primären Zusammengehörigkeit, sei es des Opticushirns und des Telencephalon, sei es des Infundibulum und des Diencephalon sprechen. Wenn man aus dem ontogenetischen Alter auf das phylogenetische zu schliessen berechtigt ist, so müssen wir auch annehmen, dass es sich hier um vier, auch in der Phylogenese ungefähr gleichalterige Differenzierungen der Hirwand handelt Nur so ist unserer Meinung nach das auch schon von anderen Autoren beobachtete frühzeitige Auftreten des Infundibulum zu erklären. Ob es dann später sich weiter entwickelt oder rudimentär wird, hat nichts mit der Frage nach seinem hohen onto- und phylogenetischen Alter zu tun. Das zukünftige Schicksal eines Organabschnittes im allgemeinen, eines Hirnteiles im speciellen, seine fortschrittliche oder rückschrittliche Ausbildung bei einer Species kann nicht als Massstab für die Bestimmung des morphologischen Wertes angesehen werden. Demgemäss sehen

wir in den genannten vier Hirnabschnitten primäre, d. i. einander coordinierte Anteile der Hirnwand, die sich in den Dienst spezifischer Funktionen gestellt und sich dementsprechend weitergebildet haben.

Derjenige Abschnitt, der die weitestgehende Fortbildung und damit auch die am tiefsten eingreifende Umgestaltung erfahren hat, ist das Telencephalon. Seine Abgrenzung gegen das Diencephalon und gegen die Opticusausstülpung ist durch den Sulcus telodiencephalicus gegeben. Diese Furche, noch besser aber die ihr entsprechende Prominenz ist schon im ersten von uns modellierten Stadium deutlich nachweisbar und nimmt von da an constant an Deutlichkeit zu. Wir unterscheiden am Sulcus telodiencephalicus einen basalen und einen dorsalen Schenkel. Der dorsale bildet die ventrikelwärts gerichtete Vorstülpung des Velum transversum, der ventrale die vordere Grenze des Recessus opticus. Entsprechend dem fortschreitenden Wachstum der Hemisphären wird dieser Sulcus in seinem dorsalen Anteil immer mehr in die Tiefe gedrängt. Dieser Sulcus telodiencephalicus ist nicht nur während der Entwickelung constant nachweisbar, sondern er bildet auch die bleibende Begrenzung des Telencephalon am erwachsenen Gehirn.

Während das Telencephalon so seine distinkte Begrenzung beibehält, gehen die primären Grenzen des Infundibulum und der Opticusausstülpung gegen das Diencephalon mehr oder minder bald verloren, so dass es in späteren Stadien, vor allem nach Schluss des hohlen Opticusstieles, nicht mehr möglich ist, an der lateralen Hirnwand das ursprünglich zur Opticusausstülpung gehörige Areale zu bestimmen. Ob die durch die immer enger werdende Umschnürung des Opticusstieles an seinem Ursprung gewonnene Wandpartie und die daselbst sich bildenden Hirnteile z. B. der vordere Anteil des sogenannten Hypothalamus als Abkömmlinge der ehemaligen Opticusausstülpung anzusehen sind, wagen wir vorderhand nicht zu ent-

scheiden. Die Unmöglichkeit, im späteren Stadium die Derivate des Opticushirns und der Infundibularregion abzugrenzen, bringt es mit sich, dass diese beiden ursprünglich selbständigen Anteile des Hirnrohres dem Diencephalon als untergeordnete Bestandteile desselben zugerechnet werden.

Sowohl im Bereiche des Diencephalon als auch in dem des Telencephalon tritt späterhin eine Differenzierung in einzelne Anteile auf. Am Diencephalon unterscheiden wir den rostrodorsalen Abschnitt als Pars parencephalica, weil dieser Hirnanteil bei manchen Ordnungen eine besondere Selbständigkeit gewinnt, wenn er sich auch bei dieser Species nicht scharf vom übrigen Diencephalon trennen lässt. Hinter der Pars parencephalica etabliert sich die Pars synencephalica. Diese selbst bildet in allen älteren Stadien deutlich nachweisbar den kragenartigen Übergang in das Mesencephalon und ist am Dorsum durch die Stelle der Epiphysenausstülpung gegen die Pars parencephalica abgegrenzt.

Was nun die Unterteilung des Telencephalon anlangt, so möchten wir, ohne uns auf die verschiedenen Meinungen, wie sie in der Literatur vorliegen, einzulassen, gleich hier bemerken, dass das Telencephalon des Gecko schon frühzeitig die künftige Dreiteilung erkennen lässt. Schon im Stadium II ist sie an der Decke des Telencephalon nachweisbar. Die Grenze zwischen dem unpaaren median gelegenen Telencephalon impar und den bilateral symmetrischen Hemisphären ist vor allem an der Decke des Hirnrohres durch die beiden Sulci tegmenti gegeben. Die lateralen Begrenzungen des Ventriculus impar stellen die Ränder der Foramina Monroi dar. Entsprechend der mächtigen Ausbildung der lateralen Anteile des Telencephalon, weiters gemäss der Entwickelung des Bodens des Telencephalon impar kommt es zu so weitgehenden Umlagerungen, dass in späteren Stadien von einer organischen Abgrenzung der drei Teile nicht mehr viel zu sehen ist.

Nachdem wir so die Krümmungsverhältnisse des Hirnrohres sowie die Abgrenzung der einzelnen Hirnabschnitte kennen gelernt haben, wollen wir nun die Ausgestaltung der einzelnen Hirnblasen des näheren besprechen.

I. Rhombencephalon:

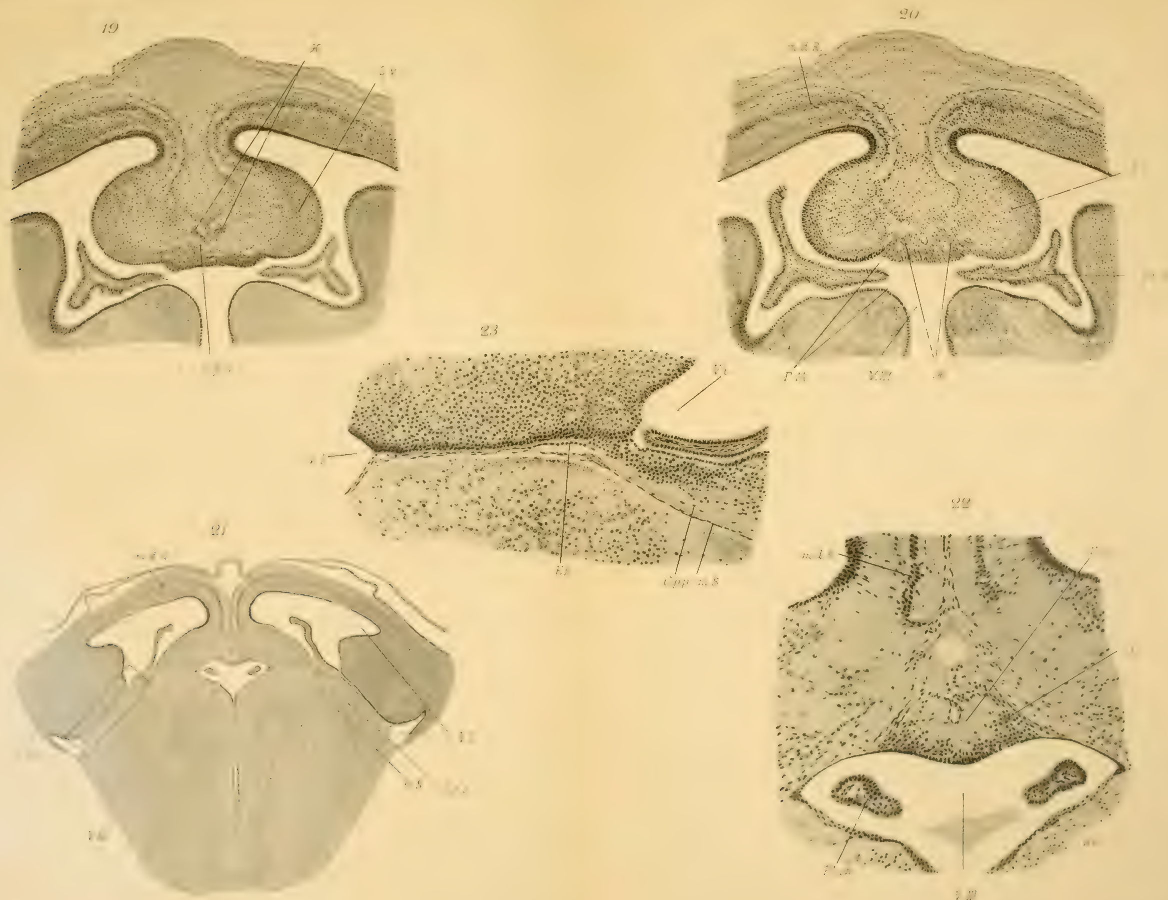
Die durch die Knickung des Hirnrohres hervorgebrachten Gestaltsveränderungen wurden schon beschrieben und können daher hier übergangen werden. Die Differenzierung in den dünnen, dorsolateralen und dorsalen Abschnitt einerseits, in den dickeren ventrolateralen und ventralen andererseits tritt äusserst früh ein, und lässt sich schon im ersten Stadium sowohl am Modell als auch am Schnitt nachweisen. Demgemäss kann man schon hier die dünne epitheliale Decke des Ventriculus IV von den übrigen Wänden unterscheiden, wobei der Übergang derselben in die Decke anfangs allmählich, später immer schärfer abgesetzt vor sich geht. Im ersten Stadium schliessen sich an den Sulcus mesorhombencephalicus zunächst eine blasige Vortreibung als erste Andeutung des Metencephalon, an dieses zwei kleinere, hauptsächlich im dorsolateralen Bezirk sichtbare, Prominenzen an. Im zweiten Stadium tritt die secundäre Neuromerie auf. Die aussen gut sichtbaren interneuromeralen Furchen schneiden nur den ventrolateralen Wandbezirk ein, und verschwinden am unteren Rand des dorsolateralen, sich allmählich verbreiternd. An der Innenseite des Hirnrohres entsprechen ihnen gut sichtbare Kanten. Wir zählen sechs interneuromerale Furchen und mit dem zwischen Sulcus mesorhombencephalicus und erster interneuromeraler Furche gelegenen Abschnitt (Metencephalon) sieben Neuromeren, von denen das letzte nach hinten nicht mehr abgrenzbar ist. Am zweiten Neuromer (dem ersten hinter dem Metencephalon) entspringt der Nervus trigeminus, am vierten der Acustico-

facialis, am sechsten der Glossopharyngeus und am siebenten der Vagus. Im nächsten Stadium ist die Neuromerie grösstenteils verschwunden.

Der dorsocraniale Anteil des Rhombencephalon wächst sehr stark; hier differenziert sich das Kleinhirn, welches sich immer mehr verdickt, nach oben wächst und sich dadurch aus dem Niveau seiner Umgebung abhebt. In den zwei letzten Stadien kommt es auch zur seitlichen Abgrenzung des Kleinhirns an der Hirnaussenfläche, indem sich hier eine Grenzfurche, Sulcus rhombocerebellaris, entwickelt. Infolge der mächtigen Entwickelung des Cerebellums und der Verstärkung der Brückenkrümmung deckt schliesslich das Cerebellum die ganze epitheliale Decke des Ventriculus IV von oben her zu. In den seitlichen Abschnitten dieser Decke kommt es zur Bildung des Plexus chorioideus, der jedoch keine besondere Ausdehnung erreicht. Der Recessus lateralis des Ventriculus IV lässt sich in seinen Anfängen ziemlich weit zurückverfolgen, wird aber nie besonders gross. Entsprechend der sich ausbildenden Prominenz der ventrolateralen Wand gegen den Hohlraum des Rhombencephalon entwickeln sich hier relativ frühzeitig drei Furchen, eine mediale und je eine seitliche, Sulcus limitans. Durch die fortwährende Dickenzunahme dieser beiden zwischen den drei Furchen gelegenen Wülste und durch das Verschwinden der medianen Furche kommt es schliesslich zur Ausbildung einer typischen Fossa rhomboidalis.

II. Mesencephalon.

Dieses stellt anfangs ein längliches schlauchförmiges Gebilde dar. Später wird es zunächst kürzer, wächst dabei in seinem Querdurchmesser und wird mehr ballonförmig. Dass seine dorsale Wand über die Basis gleichsam nach hinten verschoben wird, ist schon erwähnt worden. Die laterale und die dorsale



Bruno Keilitz del.
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Wand wachsen so stark, dass das Mittelhirn eine zeitlang sowohl nach oben als auch nach aussen die Hemisphären überragt. Schliesslich entwickelt sich am Dorsum eine längs verlaufende Furche (Sulcus medianus mesencephali), welche das Mesencephalon in zwei symmetrische Hälften teilt, und hinten als deutliche Spalte einschneidet. Diese Form des mächtig entwickelten Mesencephalon mit seinen beiden Hemisphären bleibt bestehen. Das Mittelhirnbläschen zeichnet sich durch die ziemlich gleichmässige, aber starke Zunahme seiner Wanddicke aus. Nur die basale Partie springt in Form zweier längs verlaufender Wülste zu beiden Seiten eines median verlaufenden Sulcus gegen den Mittelhirn-Hohlraum vor. Wird später noch die Decke infolge der an ihrer oberen Fläche auftretenden Furche in der Medianebene ventrikelwärts vorgetrieben, so besteht dann der Hohlraum des Mesencephalon aus einer medialen Partie und zwei seitlichen, den Mittelhirn-Hemisphären zugehörigen Räumen.

III. Diencephalon.

Die erste Entwickelung dieses Hirnabschnittes, seine morphologische Stellung, sowie seine Abgrenzung und Einteilung wurden schon besprochen. Während das Diencephalon im ersten Stadium wohl einen gut abgegrenzten, aber relativ kleinen Hirnanteil darstellt, hat es schon im nächsten Stadium bedeutend an Länge gewonnen. Gleichzeitig tritt die Gliederung in eine Pars parencephalica und synencephalica ein. In der Folge wächst das Diencephalon zunächst vorwiegend in die Länge, später nimmt sein Höhen- und Breitendurchmesser besonders im vorderen Abschnitt zu. Dadurch kommt es zu der schon erwähnten halsförmigen Übergangsstelle des Diencephalon in das Mesencephalon, an deren Aufbau hauptsächlich die Pars synencephalica beteiligt ist.

Die Höhenzunahme des vorderen Anteiles erklärt sich durch die Erhebung der Decke und durch die Einbeziehung des Infundibulum. Die Breitenzunahme beruht auf Verdickung der lateralen Wände. Da nun Boden und Decke, vor allem letztere, sehr dünn sind, so kommt es zu einer scharfen Sonderung dieser Teile gegenüber den Seitenwänden. An der Längszunahme des Diencephalon participiert zuerst die Pars synencephalica mehr als die Pars parencephalica. Später ändert sich das insoferne, als die Pars synencephalica auf eine schmale Zone reduziert wird, welche in der Folge immer schmäler wird, ein Vorgang, welcher sich durch die fortschreitende Annäherung der Epiphyse an den Sulcus diamesencephalicus constatieren lässt. Erstere bildet nämlich die Grenze zwischen Pars parencephalica und synencephalica.

Durch die Einengung des Ursprunges der Opticusausstülpung wird vorne und oben aus der spaltförmigen Höhlung des Opticusstieles sozusagen ein neuer Wandbezirk geschaffen. Von diesem geht der obere Anteil im Diencephalon ohne Grenze auf, während der vordere zum geräumigen Recessus opticus wird. Mit Verschmälerung des Opticusstieles geht Hand in Hand eine genauere, nun durch Furchen markierte Abgrenzung des Opticus selbst. Ausserdem sieht man aber, wie sich die Distanz zwischen vorderer Grenzfurche des Opticus und basalem Anteil des S. telodiencephalicus vergrössert. Gleichzeitig damit geht aber auch die Abgrenzung der früher selbständigen Pars optica verloren, und diese wird damit gleichsam in den Bestand des Diencephalon aufgenommen. So erklärt es sich, dass Infundibular- und Opticushirn bei der Beschreibung der älteren Embryonen oder des fertigen Gehirnes als Bestandteil des Diencephalon angesehen werden.

Was den Entwickelungsgang dieser beiden Hirnteile anlangt, wollen wir noch folgendes gleich hier hinzufügen: Wir nennen den ganzen Basalabschnitt, welcher zwischen Sulcus, respektive

Prominentia diamesencephalica und Prominentia postoptica gelegen ist, Infundibulum, ohne ihn weiter zu unterteilen. Seine vordere Grenze ist immer durch die hintere Grenzfurche des Opticus markiert. Seine hintere Grenze verschwindet später, wenn die vordere Scheitelkrümmung verloren geht. Während die lateralen Wände dieser mächtigen Ausstülpungen dick werden, gleichsam ohne Grenze in die noch zu beschreibende Regio hypothalamica übergehen, bleibt die Basis immer dünn. An ihr entwickelt sich, ganz unverhältnismässig spät, die Hypophysenausstülpung, und zwar relativ weit hinten, so dass die Distanz zwischen ihr und dem Opticus viel grösser ist als am Säugerhirn.

Die Regio optica, deren Seitenteile ebenfalls, wie erwähnt, im Diencephalon aufgehen, verdickt sich an ihrer Basis hinten durch die Aufnahme der Commissura postoptica, während die davorgelegene Partie, das ist das Stück zwischen vorderer Grenzfurche und Sulcus telodiencephalicus, dünn bleibt, sich vorwölbt und Wandbestandteil des Recessus opticus wird. Die basal gelegene Rinne, welche die beiden cerebralen Ostien des Opticusstieles untereinander verbindet, wird zunächst von hinten her durch die Einlagerung des Chiasmas eingeengt, gewinnt aber dann durch Wachstum und Längsstreckung nach vorne an Ausdehnung. Den letzten Rest des ehemaligen Ostium sieht man noch im Stadium V als feinen vertikal gestellten Spalt an der lateralen Wand des Recessus opticus, unmittelbar vor dem Wulst des Chiasmas. Der Chiasma-Wulst selbst hebt sich im Laufe der Entwickelung immer deutlicher von der Unterlage ab.

Der ehemals grosse Hohlraum des Diencephalon wird durch die Dickenzunahme der Seitenwände zusehends in transversaler Richtung eingeengt. Dieses Dickenwachstum erstreckt sich nicht auf die ganze Wand gleichmässig, vielmehr findet es zuerst in den basalen Partien statt. Gleichzeitig ändert sich das Relief

der Seitenwand, es entsteht der Sulcus Monroi und teilt die Regio thalamica von der Regio hypothalamica ab. Die beiden Seitenwände des Ventriculus III nähern sich stellenweise bis zur gegenseitigen Berührung, doch kommt es wahrscheinlich nicht zum Verwachsen der einander berührenden Wände. Wir konnten weder in den späteren Embryonalstadien noch am Erwachsenen eine der Massa intermedia am Säugerhirn entsprechende Bildung beobachten. Über das Verhältnis des Ventriculus III zum Foramen Monroi und zum Ventriculus impar soll später abgehandelt werden. Die Decke des Diencephalon ist epithelial, kuppelartig erhoben und nach hinten zum Paraphysenpolster ausgebaucht. Die Epiphyse verliert relativ frühzeitig den Zusammenhang mit dem Ventrikel.

IV. Telencephalon.

Das frühzeitige Auftreten des Telencephalon, seine Stellung zum Infundibulum und zum Opticushirn sowie seine Grenzen wurden schon erwähnt. Beim Vergleich des Stadium I und II sieht man, dass das zunächst noch einheitliche Telencephalon im Stadium II zumindest an der Decke schon die erste Andeutung der kurz darauf manifesten Dreiteilung zeigt. (Vergl. Textfigur 1.) Gleichzeitig aber hat sich der ganze Hirnabschnitt bedeutend in die Länge gestreckt und ist in rostrodorsaler Richtung vorgewachsen, seine Umrandung ist dabei schärfer geworden und nimmt diesbezüglich in der Folge ununterbrochen zu. Während die mittlere Partie des Telencephalon relativ im Wachstum zurückbleibt, wächst die Seiten-, respektive die Seiten- und Vorderwand stärker, und so entwickeln sich die Hemisphären als paarige Ausstülpungen. Die Dreiteilung selbst wird, wie schon erwähnt, zunächst an der Decke des noch einfachen Telencephalon eingeleitet. Auf die Frage der Hemisphärenbildung wollen wir vorderhand nicht weiter eingehen. Die darauf bezügliche Literatur wurde erst kürzlich von Kamon besprochen.

Die Abgrenzung der Hemisphäre gegenüber dem unpaaren mittleren Anteil — Telencephalon impar — wird in dem Momente eine deutlichere, in welchem der Sulcus tegmenti von oben her die Grenze der Foramina Monroi bestimmt, während die Abgliederung vom Diencephalon durch das Einschneiden des Sulcus telodiencephalicus basalis deutlicher wird. In diesem Stadium (III, IV) kann man von einer oberen, einer vorderen und einer unteren Wand des Telencephalon impar sprechen. Die obere ist gegeben in der Decke, welche zwischen den beiden Sulci tegmenti liegt, und nach hinten bis an das Velum transversum reicht, die untere Wand wird gebildet von dem vor dem Sulcus telodiencephalicus basalis gelegenen Wandbestandteile, der sich als vordere Wand des Ventriculus impar erhebt und dann ziemlich plötzlich in die Decke umbiegt. Die seitliche Grenze wird dargestellt durch eine durch das Foramen Monroi gelegene Ebene, während die Abgrenzung gegen das Diencephalon und das Opticushirn durch den Sulcus telodiencephalicus geschieht. Nur um einen neuen Namen zu vermeiden, haben wir diese Bezeichnung auch für den basalen Anteil dieses Sulcus beibehalten, obwohl er Opticushirn und nicht Diencephalon vom Telencephalon scheidet. Wie die Stadienbeschreibung ergibt, gehen gerade in den Wänden des Telencephalon impar von Stadium zu Stadium tiefeingreifende Änderungen vor sich. Bevor wir diese im Zusammenhang schildern, ist es notwendig, einiges über die sogenannte Lamina terminalis anzuführen.

Es ist auffallend, dass in der Litteratur, trotzdem mit dem Worte Lamina terminalis viel operiert wird, eine klare Definition dieses Begriffes nicht auffindbar ist. Daher mag es auch kommen, dass von den verschiedenen Autoren verschiedene Abschnitte der Hirnwand mit diesem Namen belegt werden. So sagt beispielsweise Kupffer im Hertwigschen Handbuch über die Lamina terminalis folgendes: „Das vordere Achsenende

des Hirnes und damit zugleich die Grenze zwischen dem Dach und der Vorderwand des Vorderhirnes bestimmt, wo er sich findet, der Processus neuroporicus oder der zugehörige Recessus. Die vordere Wand ventral von diesem Punkte heisst die vordere Schlussplatte, Lamina terminalis. Diese vordere Wand des Archencephalon respektive Prosencephalon ist die bleibende mediane Vorderwand des Hirnes.“ Es ist nach dieser Definition weder das untere Ende der Lamina terminalis präzisiert, noch ist etwas über die obere Grenze gesagt für jene Fälle, in denen der Recessus neuroporicus nicht mehr sichtbar ist. His rechnet die Lamina terminalis zum Hypothalamus, ohne ihre Grenzen anzugeben. Hingegen sagt er in seiner letzten Arbeit über die Entwickelung des menschlichen Gehirnes über diese Region folgendes: „Während des zweiten und dritten Monats hängen die beiden Hemisphären in der Mittelebene durch eine schräg ansteigende dünne Ependymplatte, vordere Schlussplatte oder Lamina reuniens, zusammen. Diese Platte rückt mit zunehmender Vertiefung der medialen Hirnspalte dicht an den hinteren Schenkel des Streifenhügels heran, und schliesslich an diesem vorbei bis an den Rand des Sehhügels und den Eingang zum Recessus opticus.“ In einer Fussnote heisst es dann folgendermassen; „Die Ausdrücke Schlussplatte und Lamina terminalis brauche ich nicht in gleicher Bedeutung. Das Wort Schlussplatte, Lamina reuniens, ist ein embryologischer Ausdruck, der das Vereinigungsband der beiden Seitenwandungen des Hirnrohres bezeichnet. Dagegen ist das Wort Lamina terminalis, Endplatte, der althergebrachte anatomische Ausdruck für die dünne, den III. Ventrikel nach vorne abschliessende Membran; sie geht aus dem unteren Abschnitt der Schlussplatte hervor und ist gleich dieser ein ausschliesslich ependymales Gebilde.“ Wie ersichtlich, ist auch hier weder von der Lamina reuniens noch von der Lamina terminalis die obere oder untere Grenze angegeben. Burckhardt beschreibt diese Verhältnisse folgendermassen: „Auf den

Trichter folgt der Recessus postopticus mit ependymatöser Wandung, vor diesem erhebt sich als Querwulst der Opticus und stellt eine bedeutende Verdickung der Wand vor, vor ihr liegt der Recessus praeopticus, dessen ependymatöse Hirnwand als Lamina terminalis bezeichnet wird. Alle diese ependymatösen Abschnitte der Bodenplatte breiten sich seitlich kaum erheblich aus. Vor der Lamina terminalis tritt abermalige Verdickung der Bodenplatte ein, durch die Commissura anterior und das Corpus callosum hervorgerufen. Dann steigt die Bodenplatte in dorsaler Richtung empor und endet wiederum ependymatös, den Recessus neuroporicus ventral begrenzend. Ich fasse den gesamten Abschnitt zwischen Recessus praeopticus und Recessus neuroporicus unter der Bezeichnung Lamina infraneuroporica zusammen. Am Recessus neuroporicus beginnt nach hinten gerichtet ein kurzer ependymatöser Abschnitt, die Lamina supraneuroporica, der erste Abschnitt der Scheitelplatte.“ Burckhardt bezeichnet demnach nur die Wand des Recessus praeopticus als Lamina terminalis und schliesst an diese die Lamina infra- und supraneuroporica, von denen er die letztere bis zur Ausstülpung des Plexus rechnet. Studnička unterscheidet nur eine Lamina supraneuroporica und eine Lamina terminalis, welche er unter dem Namen „vordere Laminae“ zusammenfasst. Eine genauere Abgrenzung ist nicht gegeben.

Zur leichteren Übersicht diene beifolgendes Schema. In diesem ist die Wand des Hirnrohres am sagittalen Medianschnitt vom Velum transversum bis zum Chiasma opticum in drei Abschnitte geschieden. Der erste (1) reicht vom Velum transversum bis zum Recessus neuroporicus, der zweite (2) vom Recessus neuroporicus bis an die vordere Wand des Recessus opticus; am Geckohirn entspricht diese Stelle dem Einschnitt des basalen Sulcus telodiencephalicus. Der dritte (3) bildet die Wand des Recessus opticus. Nach Burckhardt ist das Stück 1 Lamina supraneuroporica, 2 Lamina infraneuro-

porica, 3 Lamina terminalis. Die Grenze zwischen 2 und 3 wird durch die Commissura anterior gegeben. Nach His ist das ganze (1—3) Lamina reuniens, ohne dass die Grenzen genauer festgestellt wären. Das Stück 3 ist Lamina terminalis. Nach Kupffer ist das Stück 2 und 3 Lamina terminalis, das Stück 1 wird nicht als zugehörig angesehen. Nach Studnička ist das Stück 1 Lamina supraneuroporica, 2 und 3 wohl Lamina terminalis. Wir selbst verwenden den Ausdruck Lamina terminalis, welcher für eine bestimmte Partie des menschlichen Gehirns bereits vergeben ist, überhaupt nicht, sondern bezeichnen die ganze Wandstrecke vom Einschnitt des basalen Sulcus telodiencephalicus bis zum Velum transversum, d. i. Einschnitt des dorsalen Sulcus telodiencephalicus als Paries terminalis (1 u. 2). Sie gehört von Anfang bis zum Ende der Gehirnentwickelung, dem Telencephalon an, während das, was sonst Lamina terminalis genannt wird, d. i. das Stück von der vorderen Grenzfurche des Chiasma bis zum basalen Sulcus telodiencephalicus (3 des Schemas), dem Opticusgehirn angehört und von uns als vordere Wand des Recessus opticus bezeichnet wurde.

Durch die beiden Einschnitte des Sulcus telodiencephalicus ist der Paries terminalis oben und unten je eine fixe Grenze gegeben. Die Beziehungen der Paries terminalis zum Recessus neuroporicus konnten wir an unserem Materiale, an welchem der Verschlussvorgang des Neuroporus nicht verfolgbar war, nicht sicher feststellen. Im Bereiche der Paries terminalis gehen eine Reihe von tiefeingreifenden Veränderungen vor sich, welche noch gelegentlich der Besprechung der Commissuren und des Corpus striatum Erwähnung finden werden. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass die Paries terminalis sowohl die vordere Wand als auch die Decke und den Boden des Ventriculus impar umfasst. Da aber die gegenseitigen Beziehungen dieser drei Wandabschnitte sich ununterbrochen ändern, haben wir davon abgesehen, die Paries termi-

nalis zu unterteilen und diese Teile mit eigenen Namen zu belegen.

Weniger genau bestimmbar als die obere und untere sind die seitlichen Grenzen der Paries terminalis. An der vorderen Wand des Ventriculus impar grenzt sich diese Lamelle

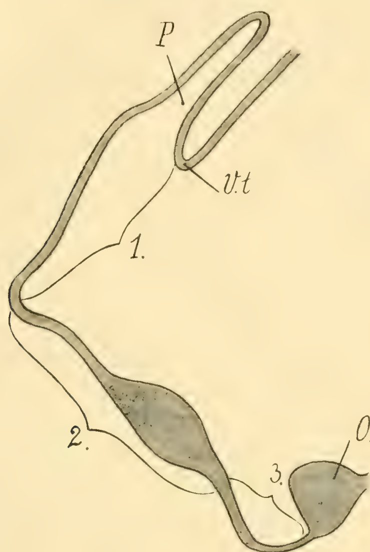


Fig. 2.
Schema über die verschiedene Abgrenzung der Lamina terminalis. 1., 2., 3. vgl. Text. O Chiasma opticum. P Paraphyse. V. t. Velum transversum.

durch die medialen Ränder der Hemisphären ab. In der Dachregion, wo die seitlichen Grenzen am ausgesprochensten sind, werden sie von den beiden Sulci tegmenti gebildet, während an der Basis die Paries terminalis continuierlich in die Basis der beiden Hemisphären übergeht. Während in jüngeren Stadien die vordere Wand und Decke des Ventriculus impar durch eine

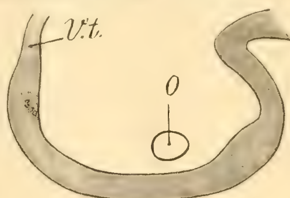


Fig. 3.

Sagittalschema des vorderen Endes des Hirnrohres bei Embryo I. V. t. Stelle des Velum transversum. O. Opicusausstülpung.

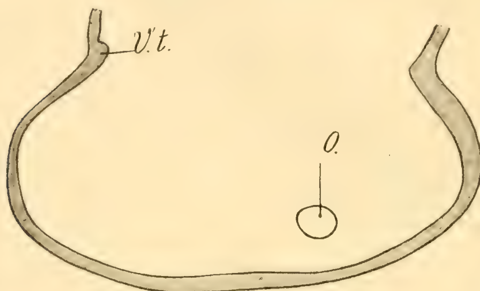


Fig. 4.

Sagittalschema des vorderen Endes des Hirnrohres bei Embryo II. V. t. Velum transversum. O. Opticusausstülpung.

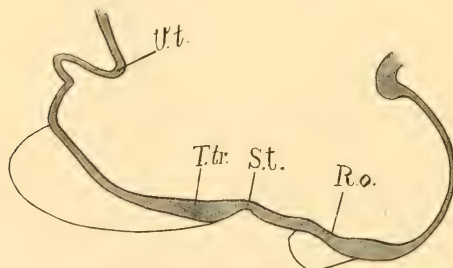


Fig. 5.

Sagittalschema des vorderen Endes des Hirnrohres bei Embryo III. V. t. Velum transversum. S. t. Sulcus telodiencephalicus. T. tr. Torus transversus. R. o. Recessus opticus.

deutliche Knickung, welche bei der Besichtigung des Gehirns von oben als transversale gratförmige Verbindung der beiden Hemisphären sichtbar ist, von einander abgegrenzt sind, verschwindet auch diese später, und Decke, Vorderwand und Boden bilden ein continuierliches Ganzes. Das hintere Ende der Paries terminalis, knapp vor dem Velum transversum gelegen, ist zur Paraphyse ausgestülpt.

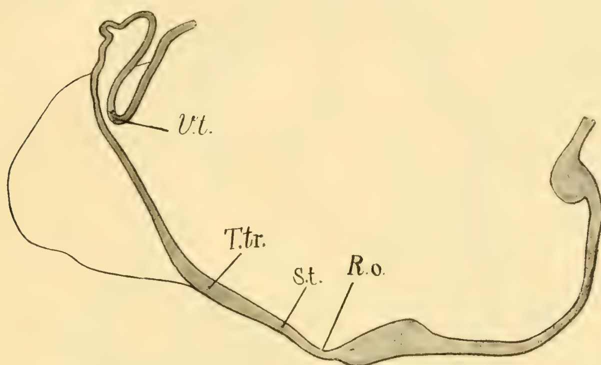


Fig. 6.

Sagittalschema des vorderen Endes des Hirnrohres bei Embryo IV. V. t. Velum transversum. S. t. Sulcus telodiencephalicus. T. tr. Torus transversus. R. o. Recessus opticus.

Die Paries terminalis, welche, wie aus dem bisher Gesagten hervorgeht, die obere, die vordere und die untere Wand des zwischen den beiden Hemisphären gelegenen Telencephalon impar darstellt, bildet naturgemäss den grössten Abschnitt der Wände des Ventriculus impar. Die Abgrenzung dieses Ventrikels gegen die Ventriculi laterales wird eine um so genauere, je mehr sich das Foramen interventriculare schliesst. An dem Verschluss dieser Öffnung sind aber die sich in der Paries terminalis abspielenden Veränderungen in weitem Umfang beteiligt und es ist daher notwendig, zunächst diese zu beschreiben.

Um die in der Paries terminalis im Laufe der Entwickelung zum Vorschein kommenden Veränderungen und Umlagerungen leichter übersichtlich zu machen, haben wir das Verhalten der Paries terminalis am Medianschnitt in einer Reihe von Schematen wiedergegeben. Diese stellen nämlich Pausen der in

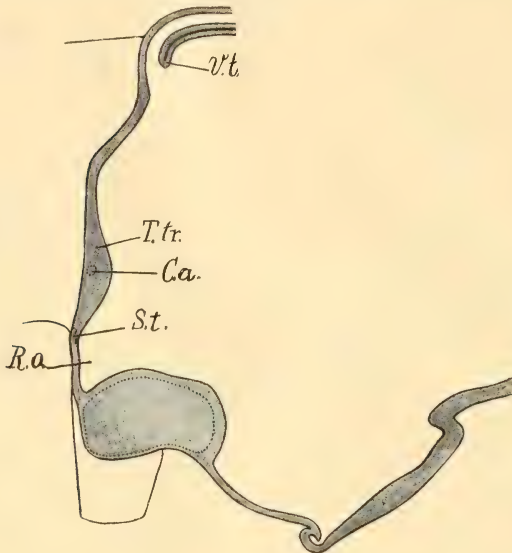


Fig. 7.

Sagittalschema des vorderen Endes des Hirnrohres bei Embryo V. V. t. Velum transversum. S. t. Sulcus telodiencephalicus. T. tr. Torus transversus. R. o. Recessus opticus. C. a. Commissura anterior.

Betracht kommenden Hirnabschnitte, wie sie am Medianschnitt des Modells ersichtlich sind, dar.

Der Vergleich des Schemas 1 (Textfig. 3) und 2 (Textfig. 4) soll nur zeigen, an welcher Stelle das Wachstum des Telencephalon einsetzt. Erst vom Stadium III (Textfig. 5) an sind

die Grenzen der Paries terminalis vollkommen bestimmt, und es lässt sich nun zeigen, wie sich die zwischen V. t. (Velum transversum) und S. t. (S. telodiencephalicus) gelegene Strecke im Laufe der Entwickelung ändert. Im Stadium III geht die

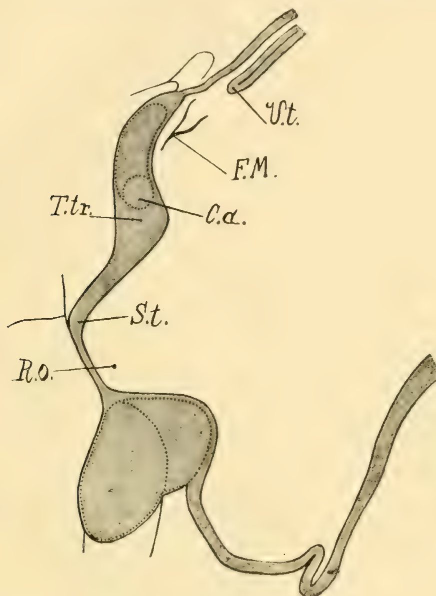


Fig. 8.

Sagittalschema des vorderen Endes des Hirnrohres bei Embryo VI. V. t. Velum transversum. S. t. Sulcus telodiencephalicus. T. tr. Torus transversus. R. o. Recessus opticus. C. a. Commissura anterior. F. M. Foramen Monroi.

vordere Wand ganz plötzlich in die Decke über, während Boden und vordere Wand einen allmählichen Übergang zeigen. Dabei hat der Boden im Querschnitt zugenommen und bildet hier den Torus transversus, über den später im Zusammenhang gesprochen werden wird. Im darauffolgenden Stadium IV (Textfig. 6) sieht man die bedeutende Verkürzung der Decke. In

beiden Stadien aber verlaufen Boden und Vorderwand fast in einer Flucht, schief von hinten unten nach vorne oben. In dem darauffolgenden Stadium V (Textfig. 7) ist insoferne eine Veränderung eingetreten, als nun von einer basalen Partie der Paries terminalis überhaupt nicht mehr gesprochen werden kann. Die Basis des Torus transversus hat sich aufgerichtet und verläuft so wie die Vorderwand, in dorsoventraler Richtung, dabei hat der Torus transversus, in welchem der Querschnitt der Commissura anterior sichtbar wird, an Dicke zugenommen. Im Stadium VI (Textfig. 8) hat sich die Richtung der Paries terminalis insoferne bedeutend geändert, als sie jetzt von vorne unten nach hinten oben geneigt verläuft. Dabei hat das dem Torus transversus zugehörige Gebiet an Ausdehnung so weit zugenommen, dass es sich als dorsaler Rand des Foramen Monroi nach hinten erstreckt. Das Commissurenfeld ist gleichfalls gewachsen und enthält jetzt Commissura anterior und Commissura pallii anterior. Im letzten Stadium VII (Textfig. 9) sind die eben erwähnten Eigentümlichkeiten in gesteigertem Masse vorhanden. Die Paries terminalis ist noch mehr nach hinten geneigt, der Torus transversus reicht bis an den Eingang der Paraphyse und enthält bis fast an sein dorsales Ende das Commissurenfeld, während der ventrale Anteil des Torus von Commissuren frei bleibt.

Fasst man die sich im Laufe der Entwickelung an der Paries terminalis abspielenden Vorgänge zusammen, so ergibt sich, dass diese vordere Grenzlamelle des Telencephalon impar, welche ursprünglich in ihrem grösseren Anteil der basalen Hirnwandung angehört, immer mehr nach vorne und oben verlegt wird, dass sie dementsprechend sich zunächst aufrichtet, dann nach hinten umlegt, und so gleichsam von der basalen Hirnwand in die dorsale wandert. Hand in Hand mit dieser Umlagerung geht die Ausbildung des Torus transversus, resp. die der Commissura anterior und der Commissura pallii

anterior. Wie schon erwähnt, rechnen wir die Paraphyse noch zur Paries terminalis. In den Stadienbeschreibungen sind wir

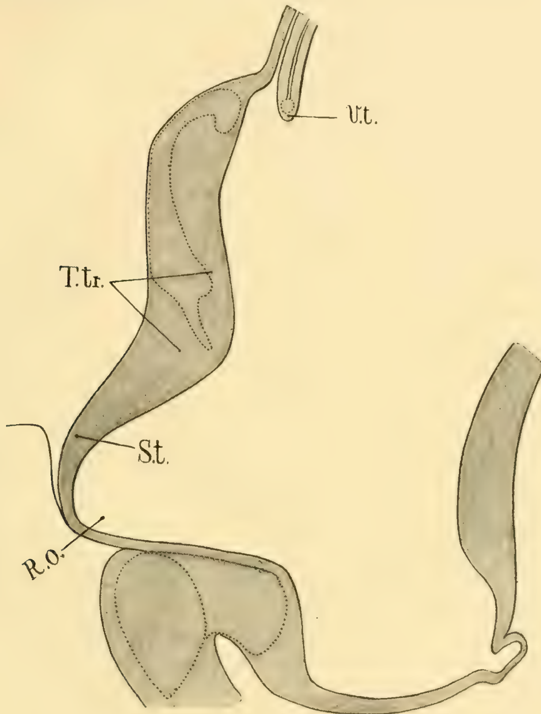


Fig. 9.

Sagittalschema des vorderen Endes des Hirnrohres bei Embryo VII. V. t. Velum transversum. S. t. Sulcus telodiencephalicus. T. tr. Torus transversus. (Das punktiert umzeichnete Areale ist das Commissurenfeld). R. o. Recessus opticus.

auf die Entwickelung und das Wachstum dieses Hirnabschnittes nur so viel als unbedingt notwendig eingegangen. Hier möchten wir bemerken, dass wir uns mit den Verhältnissen dieses Organs

nicht weiter beschäfigt haben, da dies ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit liegt und grösstenteils bekannt ist. Bezüglich des Gegenstandes selbst und der über ihn vorhandenen Literatur möchten wir auf die Abhandlungen von Melchers und von Stemmler hinweisen.

Nur einen Punkt in der Entwickelung der Paries terminalis müssen wir noch ganz kurz besprechen. Wie aus der Stadienbeschreibung hervorgeht, trägt das Dach des Ventriculus impar im Stadium VI zwei bilateral symmetrische, ziemlich geräumige Divertikel, deren Rudiment noch im Stadium VII nachweisbar ist. Es handelt sich also hier um ganz passagere Gebilde. Kupffer, der dieselben am embryonalen Gehirn von Anguis beschreibt, sagt darüber folgendes: „Über dem Diencephalon befindet sich, wie vorher, der Durchschnitt der Paraphysis, darunter ein Teil des hinteren Blattes des Velum transversum (Vt.). Neben diesem sind paarige, mit b bezeichnete Lichtungen zu sehen. Es sind die Durchschnitte von geschlossenen Blindsäcken, in welche sich die ependymale Dachplatte des Diencephalon frontalwärts ausstülpt. Nach Lage und Richtung entsprechen sie den paarigen Ausstülpungen der Pars parencephalica diencephali am Hirne der Amphibien, die dort von den Habenularganglien eingenommen werden. Diese Rudimente sind um so interessanter, als sie sich auch bei Säugetieren vorzufinden scheinen. Caudalwärts münden sie zu beiden Seiten des Plexus in den III. Ventrikel ein.“ Wir müssen dieser Angabe widersprechen, da sowohl an dem abgebildeten Modell als auch an einem Detailmodell dieser Region — bei 200facher Vergrösserung angefertigt —, welches von uns in diese Publikation nicht aufgenommen wurde, deutlich zu sehen ist, dass es sich zumindest beim Gecko nicht um paarige Ausstülpungen der Pars parencephalica, sondern um solche der Paries terminalis, also des Telencephalon handelt.

Es erübrigt uns nun noch, zusammenfassend über die Ent-

wickelung des Torus transversus zu berichten. Wir verstehen unter Torus transversus, wie schon aus der Stadiumbeschreibung ersichtlich, eine unpaare basal gelegene Verdickung, welche ohne scharfe Grenze in die untere Wand der beiden Hemisphären übergeht. Am Medianschnitt ist diese Verdickung als Verbreiterung des basalen Anteils der Paries terminalis zu sehen. Wir haben deshalb das betreffende Stück auch am Medianschnitt einfach als Torus transversus bezeichnet. Nur die erste Anlage des Torus transversus kann eigentlich als unpaar bezeichnet werden, da sich schon sehr bald zeigt, dass die beiden seitlichen Anteile desselben an Mächtigkeit gewinnen, während der mittlere Abschnitt im Wachstum zurückbleibt. Dementsprechend repräsentiert das am Medianschnitt dargestellte Feld den schmächtigsten Abschnitt des Torus. Dieser nimmt dementsprechend beiläufig die Form eines Quersackes an. Die beiden lateral verdickten Partien stellen die erste Anlage des Corpus striatum dar. Bei der Besichtigung von unten (Vergl. Stadium III, IV) ist die Configuration dieses Gebildes und sein Übergang in die Hemisphären sehr gut ersichtlich. Erwähnen möchten wir hier, dass eine ähnliche Ansicht auch in Fig. 13 der Neumayerschen Abhandlungen von einem 16 mm langen Schafembryo wiedergegeben ist, nur bezeichnet Neumayer hier dieses Gebilde als Lobus olfactorius impar. Ob die von Neumayer gegebene Bezeichnung oder die von uns gegebene die richtigere ist, können wir vorderhand nicht entscheiden. Eine Beziehung dieses Gehirnabschnittes zum Neuroporus oder zu einer Riechplakode konnten wir nicht auffinden, hingegen konnten wir feststellen, dass der Torus transversus, welcher zunächst den Boden des Ventriculus impar bildet, in seinen lateralen Abschnitten sich verdickt und aus sich die Corpora striata hervorgehen lässt.

Die Corpora striata selbst gelangen von der basalen Wand immer mehr an die laterale Wand der Hemisphären, wo-

bei sie gleichzeitig an Grösse zunehmen und später nach hinten auswachsen. Ihre vorderen unteren Abschnitte aber bleiben untereinander durch das unpaare Stück des Torus transversus continuierlich in Verbindung.

Die ursprünglich weit offenen Foramina Monroi werden durch die Veränderungen in den sie begrenzenden Hirnabschnitten immer mehr und mehr eingeengt; dabei geht diese Einengung hauptsächlich von hinten und unten vor sich. Zunächst erheben sich an der Basis die Derivate des lateralen Abschnittes des Torus transversus, die Corpora striata. Gleichzeitig damit schneidet auch der Sulcus telodiencephalicus dorsalis und der Sulcus tegmenti von hinten, respektive von oben tiefer ein. Demgemäss verengern die diesen Furchen entsprechenden Prominenzen die Foramina Monroi von hinten und oben. Mit der Aufrichtung der Paries terminalis und mit dem Seitwärtsrücken der Corpora striata gelangt der Thalamus opticus, also die Verdickung der seitlichen Wand des Diencephalon, in die Region des Foramen Monroi und beteiligt sich an der Begrenzung desselben von unten her. Das früher bei der Betrachtung des Medianschnittes sichtbare Corpus striatum verschwindet daher vollständig. Zur endgültigen Einengung der Foramina Monroi trägt noch die Vorstülpung der Plexus chorioidei bei.

Nachdem wir so die Veränderungen der einzelnen Grenzgebilde des Ventriculus impar besprochen haben, möchten wir noch ganz kurz die Umgestaltungen dieses Hohlraumes selbst zusammenfassen. Dieser anfänglich grosse Raum, dessen Grenzen schon angeführt wurden, verkleinert sich entsprechend der Einengung des Foramen Monroi immer mehr und mehr und stellt schliesslich einen ganz kleinen Raum dar, welcher vorne und oben von den zugehörigen Partien der Paries terminalis abgeschlossen wird, während er nach hinten und unten ohne deutliche Grenze in den Ventriculus III übergeht. Er hat im

Stadium VI noch eine paarige Ausstülpung nach oben in Form der beiden Divertikel und eine unpaare, die Paraphyse. Später verschwinden auch die Divertikel und es bleibt nur letztere. Lateralwärts steht der Ventriculus impar durch das Foramen Monroi mit dem Ventriculus lateralis in Verbindung. Am fertigen Gehirn stellt er gleichsam nur das obere vordere Ende des Ventriculus III dar, welches die Communication mit den beiden Seitenventrikeln besorgt. Von seiner ehemaligen Selbständigkeit oder Geräumigkeit ist nichts mehr zu sehen.

Die bilateral symmetrischen Ausstülpungen des Telencephalon, die Hemisphären, wachsen zunächst dorsal und rostralwärts und überragen sehr frühzeitig die Decke des Telencephalon impar. Die beiden medialen Wände der Hemisphären nähern sich dabei so sehr, dass schliesslich das Telencephalon impar vollkommen verdeckt wird. Wachsen nun die Hemisphären nach hinten aus, so kommt anfänglich auch das Parencephalon, schliesslich das ganze Diencephalon in die Tiefe zu liegen. Mit dieser fortschreitenden Ausstülpung der Hemisphären nimmt der Sulcus telodiencephalicus ununterbrochen an Tiefe zu. Am vorderen Pol der Hemisphären wachsen relativ spät die Lobi olfactorii aus. So erhalten die Hemisphären, ursprünglich plumpe, später eiförmige Ausstülpungen, ihre endgültige Form. Irgendwelche besondere Modellierung der Oberfläche lässt sich, wenn man von dem brüsken Absatz zwischen Lobus olfactorius und frontalem Hemisphärenpol absieht, nicht constatieren. Die Wände der Hemisphären verhalten sich folgendermassen: die ursprünglich basal gelegene, später lateralwärts abrückende Verdickung, das Corpus striatum, nimmt an Grösse und Ausdehnung mächtig zu. Die Wand an der Convexität der Hemisphären wächst ziemlich gleichmässig, während die mediale und die mediobasale besondere Veränderungen eingehen. An der medialen Wand findet sich nämlich die frühzeitig auftretende septale Verdickung, welche eine ganz besondere Mächtigkeit

gewinnt. Die Septumverdickung ist, wie schon Unger beschrieben hat, speziell beim Gecko eine besonders starke, wenn sie auch, wie es scheint, bezüglich ihrer Ausbildung bei den verschiedenen Familien der Geckoniden variiert. So konnten wir uns selbst überzeugen, dass die Septumverdickung bei Ptyodactylus lobatus viel schwächer ist als bei Platydactylus mauritanicus. Die septale Verdickung bei letzterem ist schon in den spät embryonalen Stadien eine so mächtige, dass sich Septum und Corpus striatum berühren.

Die mediobasale Hemisphärenwand ist zunächst bezüglich ihrer Wandstärke von den übrigen Wänden der Hemisphären nicht verschieden. Später bleibt sie dann im Dickenwachstum zurück. Erst in den späteren Stadien des Embryonallebens zeigt sie insoferne in ihrer Mitte eine Rückbildung, als sie immer dünner wird und schliesslich nur mehr von einem einschichtigen platten Epithel dargestellt wird. (Vergl. Figg. 21, 23). Diese Verdünnung der mediobasalen Hemisphärenwand reicht nach vorne aber nur bis in die Gegend des Foramen Monroi. Und ebenso ist auch medial und lateralwärts der Übergang der verdünnten Hirnwand in die normale ein ganz scharfer.

An der planen medialen Hemisphärenwand lässt sich dorsal vom Foramen Monroi eine ganz flache, eine Strecke weit nach hinten und unten verlaufende Furche als eventuelle Andeutung einer Bogenfurche nachweisen, welche aber der der Säuger nicht homolog ist.

Von einer Fissura chorioidea, wie sie sich beispielsweise am Säugerhirn findet, kann man am Gehirn des Gecko kaum sprechen. Der Plexus chorioideus des Ventriculus lateralis stülpt nämlich nur ein ganz kurzes Stück der Hirnwand ein. Die Einstülpungsstelle selbst liegt, wie man im Stadium V zeigen kann, gerade dort, wo das hintere Ende des Sulcus tegmenti die Decke des Telencephalon impar von der medialen Hemisphärenwand absetzt. Der Plexus choriodeus, welcher nur an einer

ganz kleinen Stelle die Hirnwand einstülpt, ragt von der hinteren Circumferenz des Foramen Monroi her gegen das Lumen desselben vor, und biegt von dieser Einstülpungsstelle aus nach aussen, um so in den Seitenventrikel zu gelangen.

Die Differenzierung in den Wänden der Hemisphären vollzieht sich folgendermassen: Zunächst wird die mediodorsale Rindenplatte sichtbar, welche an Ausdehnung nach vorne und nach hinten zunimmt. Dann differenzieren sich ziemlich gleichzeitig die dorsale und laterale Rindenplatte, am Schluss die ventrale für den Gecko charakteristische (Unger.)

Die erste Faserung lässt sich nachweisen im Opticus und unmittelbar darauf in der Trochleariskreuzung. Ungefähr gleichzeitig treten Commissura habenularum, Commissura posterior, Commissura cerebellaris und schliesslich Commissura anterior auf. Daran schliesst sich die Commissura pallii anterior und erst gegen Ende der embryonalen Entwickelung erscheint die Commissura pallii posterior.

Von den hier aufgezählten Commissuren sollen nur die eigentlichen Telencephalon-Commissuren ganz kurz besprochen werden. Die älteste unter ihnen, also die zweifellos zuerst auftretende ist die Commissura anterior. Diese lässt sich schon im Stadium V innerhalb des Torus transversus als wohl abgegrenzter Faserzug nachweisen. Sie differenciert sich in dem unpaaren Verbindungsstück zwischen den beiden Corpora striata und lässt sich auch zunächst nur als ein von einem Corpus striatum zum anderen ziehendes Bündel nachweisen. Dabei verlaufen die Fasern rein frontal und horizontal. Man könnte deshalb die Commissura anterior als ursprüngliche Commissur des Torus transversus oder als Striatum-Commissur ansehen. Erst im Stadium VI lassen sich Fasern nachweisen, welche offenbar von der Basis kommend, zunächst mit der Com-

missura anterior ziehen, um knapp vor der Medianebene bogenförmig nach oben abbiegend, sich mit den analogen Fasern der contralateralen Seite zu kreuzen und sich der Commissura pallii anterior anzuschliessen. Diese Fasermasse, von Edinger Pars olfactoria der Commissura anterior genannt, ist demnach ontogenetisch jüngeren Datums. Ebenso gelingt es erst spät (Stadium VII), Fasern der Commissura anterior nachzuweisen, welche zur lateralen Rinde ziehen, jene Fasern, welche Edinger als Pars corticalis zusammengefasst hat. Zweifellos Commissurenfasern sind nur die zuerst auftretenden Fasern aus dem Corpus striatum. Die Pars olfactoria ist eine gekreuzte Associationsbahn, während die Zugehörigkeit der Pars corticalis nicht bestimmbar ist.

Die Fasern der Commissura pallii anterior, welche sich von allem Anfang durch ihren U-förmigen Verlauf charakterisieren, beginnen, von der Commissura anterior durch ein aufgelichtetes Feld getrennt, im dorsalen Teil der Paries terminalis zu erscheinen, so dass primär zumindest ein Aneinanderschliessen der beiden Commissurenfelder nicht existiert. Das Commissurenfeld der Commissura pallii anterior erstreckt sich anfänglich nicht über die ganze Paries terminalis nach hinten.

Das Wachstum der Commissura pallii anterior findet sowohl in der Richtung nach vorne als auch nach hinten statt. Was zunächst die Vergrösserung der Commissur nach vorne anlangt, so ist dazu folgendes zu bemerken: Während in früheren Stadien das einfach aufgelichtete Feld des Torus transversus, welches zwischen dem basalen Rand der Commissura pallii anterior und der Commissura anterior gelegen ist, verhältnismässig gross ist, verkleinert sich dieses später immer mehr und mehr. Der eigentliche Anschluss der beiden Commissuren aneinander erfolgt aber erst durch die Einschiebung der sich immer stärker entwickelnden Pars olfactoria der

Commissura anterior, so dass schliesslich beim erwachsenen Thier ein lang ausgedehntes Feld am Medianschnitt des Torus transversus sichtbar ist, in welchem Fasern von der einen Seite auf die andere Seite in ununterbrochener Reihe ziehen. Das grössere dorsooccipitale Stück dieses Feldes gehört der Commissura pallii anterior, das rostroventrale Stück der eigentlichen Commissura anterior, das dazwischen gelegene der Pars olfactoria an.

Die Zunahme der Commissura pallii anterior nach hinten geht Hand in Hand mit der continuierlichen Umlagerung des Torus transversus und der nach hinten fortschreitenden Verdickung dieses Gehirnabschnittes. Dabei kommt es am occipitalen Ende der Commissura pallii anterior zunächst zu einer cellulären Anhäufung (vgl. Fig. 22 A), welche dann secundär von den sich bildenden Fasern der Commissur durchbrochen wird. Es scheint demnach hier ein Mechanismus der Commissurenbildung vorzuliegen, der in seinen intimen Vorgängen wohl etwas verschieden, in seinem Princip aber dem von Zuckerkandl für die Balkenbildung der Ratte beschriebenen gleicht. Während nämlich dort die Verwachsung beider Hemisphären durch celluläre Ansammlung in einem gewissen Abstand von der Lamina terminalis erfolgt, sind hier diese Zellhaufen der Paries terminalis direkt aufgelagert. Hier wie dort aber bilden diese Zellanhäufungen das Substrat, in welchem die Commissurenfasern zur Entwickelung gelangen. Kupffer hat diese Zellanhäufungen bei Embryonen von Anguis beobachtet, nennt sie daselbst Corpus praecommissurale, ohne ihre Beziehungen zur Commissurenbildung zu erörtern. Innerhalb dieser Zellanhäufungen kommt es auch noch zur Differencierung von längs verlaufenden Fasern, welche dem Tractus corticoparolfactorius (Unger) angehören. Über diesen Fascikel und seine Zugehörigkeit äussert sich Zuckerkandl wie folgt: „Ich homologisiere die bei allen Reptilien zwischen der äusseren Mole-

cularschicht und der Commissura pallii anterior eingeschobene, die letztere deckende und vom Septum abstammende Platte, durch welche der Fasciculus cortico-parolfactorius verläuft mit dem mittleren Anteil des Indusium griseum corporis callosi am Säugetiergehirn. Damit ist der Hinweis gegeben, dass: 1. der F. cortico-parolfactorius dem im mittleren Abschnitt des Indusium enthaltenen Faserzug des Cingulum, und 2. die anschliessende Rinde der Hemisphäre der Fascia dentata am Säugetiergehirn entspricht."

Die Fasern der Commissura pallii posterior entwickeln sich ganz unverhältnismässig spät am freien Rand des Velum transversum vom ventriculären Hohlraum durch eine feine ependymale Schicht geschieden. Irgend ein besonderes Detail in ihrer Entwickelung konnten wir vorderhand nicht beobachten.

Wien, im Oktober 1906.

Tafel-Erklärung.

Tafel 40/41.

Fig. 1. Modell zu Stadium I. 90 fache Vergrösserung. 9/20 der Modellgrösse. Profilbild.

Fig. 2. Modell der Fig. 1. Medianschnitt.

Fig. 3. Modell zu Stadium II. 60 fache Vergrösserung. 2/5 der Modellgrösse. Profilbild.

Fig. 4. Modell der Fig. 3. Medianschnitt.

Fig. 5. Modell zu Stadium III. 30 fache Vergrösserung. 2/5 der Modellgrösse. Profilbild.

Fig. 6. Modell der Fig. 5. Medianschnitt.

Fig. 7. Modell der Fig. 5. 40 fache Vergrösserung. 8/15 der Modellgrösse. Ansicht von oben.

Fig. 8. Modell der Fig. 5. Ansicht von unten.

Tafel 42/43.

Fig. 9. Modell zu Stadium IV. 30 fache Vergrösserung. 2/5 der Modellgrösse. Profilbild.

Fig. 10. Modell der Fig. 9. Medianschnitt.

Fig. 11. Modell zu Stadium V. 25 fache Vergrösserung. 1/3 der Modellgrösse. Profilbild.

Fig. 12. Modell der Fig. 11. Medianschnitt.

Tafel 44/45.

Fig. 13. Modell zu Stadium VI. 25 fache Vergrösserung. 1/3 der Modellgrösse. Profilbild.

Fig. 14. Modell der Fig. 13. Medianschnitt.

Fig. 15. Modell der Fig. 13. Ansicht von oben.

Fig. 16. Modell zu Stadium VII. 25 fache Vergrösserung. 1/3 der Modellgrösse. Profilbild.

Fig. 17. Modell der Fig. 16. Medianschnitt.

Fig. 18. Modell der Fig. 16. Ansicht von oben.

Fig. 19. Frontalschnitt durch das Hirn des Embryo Stad. VI. 72 fache Vergrösserung.

Fig. 20. Frontalschnitt durch denselben Embryo einige Schritte hinter dem früheren. 72 fache Vergrösserung.

Fig. 21. Frontalschnitt durch das Hirn des Embryo Stad. VII. Übersichtsbild. 27 fache Vergrösserung.

Fig. 22. Frontalschnitt durch denselben Embryo. Region der Decke des Ventriculus impar. 180 fache Vergrösserung.

Fig. 23. Das umrandete Stück der Fig. 21 bei 180 facher Vergrösserung.

Für alle Figuren giltige Bezeichnungen.

A. celluläre Anhäufung
Ab. Augenblase
A. o. Area olfactoria
B. o. Bulbus olfactorius
C. Cerebellum
C. a. Commissura anterior
C. c. Commissura cerebellaris
C. h. Commissura habenularum
Ch. Chiasma
C. p. Commissura posterior
C. p. a. Commissura pallii anterior
C. p. o. Commissura postoptica
C. p. p. Commissura pallii posterior
C. str. Corpus striatum
D. Diencephalon
Div. Divertikel der Decke des Telencephalon impar
D. t. i. Decke des Telencephalon impar
E. Epiphyse.
Ep. epitheliale Schicht der medio-basalen Wand
F. a. Bogenfurche.
F. c. p. Fasciculus corticoparolfactorius
F. M. Foramen Monroi
G. h. Ganglion habenulae
Gr. Grenze zwischen der Wand und Decke des Telencephalon impar
H. Hemisphäre.
h. G. o. hintere Grenzfurche des Opticus
H. R. Hemisphärenrand
h. Sk. hintere Scheitelkrümmung
Hy. Hypophyse
I. Infundibulum
I. n. F. interneuromerale Furche
I. n. P. interneuromerale Prominenz
L. o. Lobus olfactorius
M. Mesencephalon
m. d. R. mediodorsale Rindenplatte
m. S. Mesoderm zwischen Telencephalon und Diencephalon
N. III. Nervus oculomotorius
N. IV. Nervus trochlearis
N. V. Nervus trigeminus
N. VI. Nervus abducens
N. VII. VIII. Nervus acusticofacialis
N. XX. Nervus glossopharyngeus
N. X. Nervus vagus
N. XI. Nervus accessorius
N. XII. Nervus hypoglossus
Nm. Neuromeren
O. Opticus
O. S. Rest des Opticusspaltes
N. O. Opticusstielöffnung.
P. Paraphyse
P. pl. Paraphysenpolster
P. p. Pars parencephalica
P. s. Pars synencephalica
P. t. Paries terminalis
Pl. ch. Plexus chorioideus ventriculi lat.
Pl. ch. IV. Plexus chorioideus ventr. IV.
Pr. d. m. Prominentia diamesencephalica.
Pr. m. rh. Promin. mesorhombencephal.
Pr. p. o. Prominentia postoptica
Pr. pr. o. Prominentia praeoptica
Pr. t. Prominentia tegmenti
Pr. t. d. Prominentia telodiencephalica
Rh. Rhombencephalon
R. l. Recessus lateralis ventriculi IV.
R. n. Recessus neuroporicus
R. o. Recessus opticus
S. Synencephalon
S. d. m. Sulcus diamesencephalicus
S. M. Sulcus mesencephalicus medianus
S. Mr. Sulcus Monroi
S. m. rh. Sulcus mesorhombencephalicus
S. p. o. Sulcus postopticus
S. t. Sulcus tegmenti
S. t. d. Sulcus telodiencephalicus
S. rh. c. Sulcus rhombocerebellaris
S. v. Septumverdickung
T. Telencephalon
Te. i. Telencephalon impar
Th. Thalamus
T. p. Tuberculum posterius
T. tr. Torus transversus
Tr. Trochleariskreuzung.
v. G. o. vordere Grenzfurche des Opticus
V. l. Ventriculus lateralis
v. P. H. vorderer Pol der Hemisphären
v. Sk. vordere Scheitelkrümmung
V. III. ventriculus tertius
V. tr. Velum transversum
X. vorderes Höckerchen
I. II. III. Neuromeren des Rhombencephalon.

Litteraturverzeichnis.

1. Burckhardt, R., Der Bauplan des Wirbeltiergehirnes. Morph. Arb. Bd. IV. 1895.
2. Edinger, L., Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Frankfurt 1896.
3. Fürbringer, Max, Beitrag zur Systematik und Genealogie der Reptilien. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. 34. 1900.
4. His, W., Die Formentwickelung des menschlichen Vorderhirns. Abhdlg. der math.-phys. Klasse d. K. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1889.
5. His, W., Die Entwickelung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Leipzig 1904.
6. — Die anatomische Nomenklatur. His Arch. Suppl.
7. Kamon, K., Zur Entwickelungsgeschichte des Gehirns des Hühnchens. Anat. Hefte. Bd. 30.
8. Kupffer, K. v., Die Morphogenie des Centralnervensystems. Hertwig, Handbuch der vergl. u. exp. Entwickelungsgeschiehte d. Wirbeltiere.
9. Melchers, F., Über rudimentäre Hirnanhangsgebilde beim Gecko. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. 1899.
10. Neumayer, L., Studie zur Entwickelungsgeschichte des Gehirns der Säugetiere. Jena 1899.
11. Peter, K., Normentafel zur Entwickelung der Zauneidechse (Lacerta agilis). Keibel, Normentafel zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. 1904. Heft 4.
12. Stemmler, J., Die Entwickelung der Anhänge am Zwischenhirndach beim Gecko. Inaug.-Diss. Leipzig 1900.
13. Studnička, F. K., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte. des Vorderhirns der Cranioten. Sitzungsberichte der Königl. böhm. Ges. der Wissensch. 1895.
14. Unger, L., Untersuchungen über die Morphologie und Faserung des Reptiliengehirns. Anat. Hefte. Bd. 31.
15. Zuckerkandl, E., Zur Entwickelung des Balkens und des Gewölbes. Sitzungsberichte der Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. 110.

Bemerkung zu Triepels Arbeit: „Die Anordnung der Knochenfibrillen etc.“ in Heft 99.

Von

W. Gebhardt, Halle.

In seiner Arbeit in Nr. 99 der Anatomischen Hefte giebt Triepel im wesentlichen eine ausführlichere Wiederholung seiner in Rostock auf der Anatomenversammlung zu Pfingsten 1906 gemachten Ausführungen. Was ich ihm damals erwiderte, (vgl. den betr. Versammlungsbericht), besteht auch jetzt noch ziemlich unverändert zu Recht. Insbesondere kann ich aus Gründen der Festigkeitslehre nicht anerkennen, dass die einzelnen Elemente, die Röhrchen, Bälkchen etc., welche die Spongiosaarchitecturen zusammensetzen, mit ihrer eigenen feineren Structur (die wir trotz unserer verschiedenen Objecte im wesentlichen völlig übereinstimmend in Bau und sogar teilweise in der Entstehung beurteilen) an sich oder in Bezug auf den ganzen Bauplan der betreffenden Gesamtarchitecturen wenig leistungsfähig sein sollen. Ferner bin ich auch jetzt noch der Ansicht, dass meine bezüglich der Haversschen Lamellensysteme durch eine Fülle von Beobachtungen gewonnenen theoretischen Ansichten (die tatsächlichen Befunde stehen auch hier ausserhalb der Discussion, sind in den wesentlichen Zügen auch in den verschiedenen Publikationen microphotographisch von mir belegt) durch die Triepelsche rein theoretische Anzweifelung bei der grossen quantitativen und prinzipiellen qualitativen Verschiedenheit unseres beiderseitigen Materiales vorläufig nicht wesentlich gefährdet sind. Beweisen mir doch

mehrfache zugegangene Zuschriften von technischer und botanischer Seite, dass der geäusserte Gedanke ein technisch und wissenschaftlich nicht ganz unfruchtbarer gewesen ist, wie ihn meine eigene Erfahrung an einem überaus reichen normalen menschlichen und vergleichenden Material seit sieben Jahren fortlaufend bestätigt hat, ehe ich ihn veröffentlichte. Im übrigen bin ich Triepel sehr dankbar für die nun seinerseits auch öffentlich geäusserten physikalischen Bedenken, die in ganz gleicher Form bereits in Breslau 1904 Gegenstand mündlicher Controverse mit anderen gewesen sind. Dies und der Umstand, dass dank den Arbeiten von Mays in Heidelberg auch die Verkalkungsfrage der Grundsubstanz des Knochens sich einer Entscheidung nähert, wird mir, wie ich übrigens bereits in der ausführlichen Publikation angekündigt habe, erwünschte Gelegenheit geben, demnächst auch meine rein physikalischen Versuche bezüglich der Übertragbarkeit des am Modell Gefundenen auf das natürliche Object zu veröffentlichen. Bezüglich zahlreicher teilweise missverständlicher Citationen eines Teiles meiner Arbeiten, auf die unter Anführung reichlichen alten und neuen Tatsachenmateriales einzugehen, sich in meinen demnächstigen Arbeiten vielfache Gelegenheit bietet, hoffe ich mit Triepel der gleichen Ansicht zu sein, wenn ich die Geduld der Verleger und der Leser nicht durch eine ausführliche Specialpolemik zu ermüden wünsche. Eine solche kann doch immer nur ein verzerrtes Bild des Gegenstandes abgeben, so lange sie nicht mit erdrückendem Tatsachenmaterial beiderseits geführt wird. Ich möchte, auf eine solche Polemik zu verzichten, für mich um so eher das Recht in Anspruch nehmen, als ich ja vorläufig den einseitig angegriffenen Teil darstelle und so wie so die Absicht hege, in allernächster Zeit die allein strittigen theoretischen Punkte durch weitere eingehende Bearbeitungen des Tatsachenmaterials und durch experimentelle Inangriffnahme objektiv weiter zu erörtern.

